ISSN 0181-0626

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION A

zoologie

biologie et écologie animales

4e SÉRIE T. 12 1990 N° 2

Avril-Juin 1990

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur Ph. TAQUET

Section A : ZOOLOGIE

Directeur : Pr Ph. TAQUET.
Rédactrice : P. DUPÉRIER.
Comité scientifique : R. C. ANDERSON (Guelph), M. L. BAUCHOT (Paris), E. R. BRYGOO (Paris), J. CARAYON (Paris), A. CHABAUD (Paris), A. M. CLARK (London), Y. COINEAU (Paris), B. COLLETTE (Washington), J. DAGET (Paris), J. DORST (Paris), C. DUPUIS (Paris), N. HALLÉ (Paris), C. HEIP (Gent), R. KILLICK-KENDRICK (Ascot), Y. LAISSUS (Paris), R. LAURENT (Tucuman), C. LÉVI (Paris), H. W. LEVI (Cambridge, USA), C. MONNIOT (Paris), G. PASTEUR (Montpellier), R. PAULIAN (Ste Foy-la-Grande), P. PESSON (Paris), J. VACELET (Marseille), M. VACHON (Paris), A. WAREN (Stockholm), P. WHITEHEAD (London).
Un Comité de lecture examine tous les manuscrits reçus et nomme des rapporteurs.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-36-41.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-37-01. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-34-38.

Abonnements pour l'année 1990 (Prix h.t.)

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 1 600 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 920 F.
SECTION B : Botanique, *Adansonia* : 430 F.
SECTION C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 430 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1403 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **12**, 1990, section A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), n° 2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

R. Borojević, N. Boury-Esnault and J. Vacelet. — A revision of the supraspecific classification of the subclass Calcinea (Porifera, class Calcarea) 243

Révision de la classification de la sous-classe Calcinea (Porifera, classe Calcarea).

C. Lévi. — *Claviscopulia furcillata* n. sp. et autres Hexactinellida (Porifera) des mers Indonésiennes..... 277

Claviscopulia furcillata *n. sp. and others Hexactinellida (Porifera) from indonesian Seas.*

W. F. Ponder. — A gravel beach shelled micro-gastropod assemblage from Ceuta, Strait of Gilbraltar, with the description of a new truncatelloidean genus 291

La faunule de microgastéropodes testacés d'une plage de graviers de Ceuta, détroit de Gibraltar; description d'un nouveau genre de Truncatelloidea.

P. Lozouet. — *Benthonellania* nouveau genre de Rissoidae (Gastropoda, Prosobranchia) du bathyal atlantique 313

Benthonellania *new genus of Rissoidae (Gastropoda, Prosobranchia) from the bathyal Atlantic.*

R. Houart. — New taxa and new records of Indo-Pacific species of *Murex* and *Haustellum* (Gastropoda, Muricidae, Muricinae) 329

Nouvelles espèces et nouveaux spécimens de Murex *et* Haustellum *(Gastropoda, Muricidae, Muricinae) d'Indo-Pacifique.*

C. Salas and E. Rolán. — Four new species of Condylocardiidae from Cape Verde Islands 349

Quatre espèces nouvelles de Condylocardiidae des îles du Cap-Vert.

B. J. Gómez. — Descripción de una nueva especie troglobia de *Cryptazeca* (Mollusca, Gastropoda)..... 365

Description d'une nouvelle espèce troglobie de Cryptazeca *(Mollusca, Gastropoda).*

B. Grabda-Kazubska and T. Moczoń. — The nervous system and chaetotaxy of the cercaria of *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) (Trematoda, Plagiorchiidae). 375

*Le système nerveux et la chaetotaxie de la cercaire d'*Opisthioglyphe ranae *(Frölich, 1791) (Trematoda, Plagiorchiidae).*

W. Decraemer et N. Gourbault. — Nématodes marins de Guadeloupe. X. Trois espèces nouvelles de *Metepsilonema* (Epsilonematidae) du groupe *callosum* ... 385

Marine nematodes from Guadeloupe. X. Three new species of the Metepsilonema callosum *group (Epsilonematidae).*

J.-M. Thibaud. — Révision du genre *Acherontiella* Absolon, 1913 (Insecta, Collembola 401

Revision of the genus Acherontiella *Absolon, 1913 (Insecta, Collembola).*

J. Casevitz-Weulersse. — Étude systématique de la myrmécofaune corse (Hymenoptera, Formicidae) (*Deuxième partie*) 415

A systematic study of the corsican myrmecofauna (Hymenoptera, Formicidae) (Second part).

H. Cagniant. — Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. *Aphaenogaster sicardi* n. sp. (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) 443

Contribution to the knowledge of the Moroccan ants. Aphaenogaster sicardi *n. sp. (Hymenptera, Formicidae, Myrmicinae).*

T. Deuve. — Sur la présence de peuplements relictuels de *Carabus* dans le bassin Méditerranéen (Insecta, Coleoptera, Carabidae) 455

About the presence of relictual settlements of Carabus *in the Mediterranean Basin (Insecta, Coleoptera, Carabidae).*

D. Guinot. — Établissement du genre *Garthiope* gen. nov., ses relations avec le genre *Coralliope* Guinot, 1967, et leurs affinités avec les Trapeziidae *sensu lato* (Crustacea Decapoda Brachyura) 469

The genus Garthiope *gen. nov., its relationships with the genus* Coralliope *Guinot, 1967, and their affinities with Trapeziidae* sensu lato *(Crustacea Decapoda Brachyura).*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, n° 2 : 243-276.

A revision of the supraspecific classification of the subclass Calcinea (Porifera, class Calcarea)

by Radovan Borojević, Nicole Boury-Esnault and Jean Vacelet

Abstract. — All existing generic taxa within the subclass Calcinea of the class Calcarea are redefined and discussed. Two orders are recognized within this subclass : Clathrinida and Murrayonida. Seven families and 15 genera are considered within the Clathrinida and three families and three genera within the Murrayonida. In the Clathrinida, several parallel and continuous evolutionary lines may be recognized, starting from simple sponges similar to representatives of the Recent genera *Soleniscus* and *Clathrina*. In contrast, the Murrayonida are represented by only three highly-evolved species. A cladogram of the phylogenetic relationships between members of the Clathrinida is proposed.

Key-words : Porifera, Calcinea, evolution, generic definitions.

Résumé. — Tous les genres récents de la sous-classe Calcinea (classe Calcarea) sont redéfinis et discutés. Deux ordres sont reconnus dans cette sous-classe : Clathrinida Hartman, 1958 emend. avec sept familles généralement polytypiques comprenant quinze genres, et Murrayonida Vacelet, 1981 avec trois familles monotypiques. L'évolution des Clathrinida semble avoir comme point de départ l'olynthus. Cette forme est probablement présente dès les premiers stades de l'ontogenèse de toutes les Clathrinida, et subsiste à l'état adulte chez *Soleniscus*. La croissance à partir de cette forme simple se fait de plusieurs façons : a) un allongement de l'olynthus chez *Soleniscus*, qui aboutit à la formation de diverticules externes (genres *Levinella* et *Burtonulla*); b) une augmentation du diamètre de l'olynthus, dans la lignée *Ascandra*; par formation de plis internes du choanoderme, on atteint l'organisation hétérocoele chez *Leucettusa* et *Leucaltis*; c) par ramifications et anastomoses d'unités élémentaires olynthus, il se constitue des cormus comme ceux de la lignée *Clathrina, Ascaltis* et *Leucascus*; l'intégration du cormus chez *Leucetta* et *Pericharax* permet à cette lignée d'atteindre l'organisation leuconoïde typique. La présence dans la faune actuelle de nombreux stades parfois bien diversifiés des étapes de ces trois modalités de croissance et de complication conduit à interpréter l'évolution de cet ordre comme relativement récente. La classification proposée est fondée sur cette interprétation, dans laquelle l'organisation leuconoïde la plus complexe a été atteinte de façon indépendante dans plusieurs lignées et un cladogramme est établi. Au contraire, les Murrayonida, représentées seulement par trois familles, ont toutes une organisation complexe. Ce sont probablement les derniers représentants d'un groupe fossile florissant dont les étapes évolutives ont été perdues. Malgré l'histoire évolutive bien différente des Clathrinida et des Murrayonida, les Calcinea représentent par leur organisation anatomique et cellulaire, leur embryologie et leur squelette un groupe monophylétique homogène.

Mots-clés : Spongiaires, Calcinea, évolution, définitions génériques.

R. Borojević, *Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Quimica, Departamento de Bioquimica, Ilha do Fundão, CP 68021, 21944 Rio de Janeiro, Brazil.*
N. Boury-Esnault and J. Vacelet, *Centre d'Océanologie de Marseille, Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France.*

SYSTEMATIC INDEX

Order CLATHRINIDA Hartman, 1958 *emend.*

Family CLATHRINIDAE Minchin, 1900
Clathrina Gray, 1867
Guancha Miklucho Maclay, 1868

Family SOLENISCIDAE fam. nov.
Soleniscus Haeckel, 1869
**Dendya* Bidder, 1898

Family LEVINELLIDAE Borojević & Boury-Esnault, 1986
Levinella Borojević & Boury-Esnault, 1986
**Burtonulla* Borojević & Boury-Esnault, 1986

Family LEUCALTIDAE Dendy & Row, 1913
Ascandra Haeckel, 1872
**Leucaltis* Haeckel, 1872
Leucettusa Haeckel, 1872

Incertae sedis
**Leuclathrina* Borojević & Boury-Esnault, 1987

Family LEUCASCIDAE Dendy, 1892
Ascaltis Haeckel, 1872
Leucascus Dendy, 1892

Family LEUCETTIDAE Borojević, 1968
Leucetta Haeckel, 1872
Pericharax Poléjaeff, 1883

Incertae sedis
**Leucomalthe* Haeckel, 1872

Order MURRAYONIDA Vacelet, 1981

Family MURRAYONIDAE Dendy & Row, 1913
**Murrayona* Kirkpatrick, 1910

Family PARAMURRAYONIDAE Vacelet, 1967
**Paramurrayona* Vacelet, 1967

Family LELAPIELLIDAE fam. nov.
**Lelapiella* Vacelet, 1977

INTRODUCTION

The class Calcarea represents a well-delimited group among Recent Porifera. It is characterized by the presence of free or fused calcareous spicules to which a rigid calcareous skeleton may be added in rare taxa. The organization of the aquiferous system in Calcarea is highly diversified and this class is the only one among living sponges in which the classic steps

* Monospecific genus.

of organization — ascon, sycon, leucon — can be found. Since the simplest stage, the ascon, is frequent in the Calcarea, it is often considered to be the most primitive group of the Porifera, and consequently includes the simplest and most primitive metazoans. This is probably the reason why a considerable interest was devoted to their study at the end of the last century and at the beginning of this century. In particular, following the idea that ontogeny repeats phylogeny and that the embryology of the Calcarea is supposed to represent early stages of the passage from the unicellular to the multicellular organization, some of the most prominent zoologists of this period such as HAECKEL, METSCHNIKOFF, MINCHIN and HUXLEY studied this group's biology and embryology.

The first comprehensive system for the Calcarea was proposed by HAECKEL (1869, 1872). In his first study he presented a rather complicated system based exclusively on external form. Subsequently, he recognized the importance of the organization of the aquiferous system and the presence and distribution of spicules. In his great monograph on the Calcarea (1872), he classified all the known calcareous sponges and constructed a system in which genera were characterized by the organization of the aquiferous system and species by the presence of spicule types. This taxonomic hierarchy of anatomical characteristics has proven to be the most satisfactory one and the system proposed by HAECKEL still represents the basis for a consistent classification of the Calcarea.

However, although HAECKEL's system was simple to use and had a great aesthetic value, it was too artificial to correspond to real taxa and to a phylogenetic classification of the Calcarea. It was soon criticized by the British spongologists and by POLÉJAEFF (1883) in his excellent study of the Challenger collections.

Two new systems of classification for calcareous sponges were proposed simultaneously at the end of the last century. MINCHIN (1896) recognized two basic patterns of (1) spicule form, (2) position of the nucleus in the choanocytes and (3) organization of the larvae. Following MINCHIN's observations, BIDDER (1898) proposed that calcarea are diphyletic and he divided them into two groups : the Calcinea and the Calcaronea.

At the same time, DENDY (1891, 1892, 1894 etc.) published his studies of calcareous sponges from Australia. His classification was based on POLÉJAEFF's division of the Calcarea into Homocoela and Heterocoela. In this system, the Homocoela included all calcareous sponges whose central cavity was lined by choanocytes ("ascones") and the Heterocoela, those where choanocytes were restricted to tubular or spherical choanocyte chambers ("sycones" and "leucones"). The evolution from homocoel to heterocoel types of organization was implicit in this system. DENDY characterized most of the genera of calcarea after detailed studies of the organization of the aquiferous system and the precise distribution of different spicule types. After extensive studies of many calcarea, essentially from the Indo-Pacific region, DENDY and ROW (1913) elaborated a revision of all previously described species. This revision is extremely well-documented and discussed in depth. In the present study of the Calcinea, most genera defined by DENDY & ROW (1913) are retained and the reader is referred to this revision for more detailed information on earlier descriptions and classifications. The classification proposed by DENDY & ROW was accepted and followed by all spongologists until the last third of this century.

In 1958, HARTMAN proposed a new classification which combined the systems proposed by BIDDER (1898) and by DENDY & ROW (1913). He divided the Calcarea into two subclasses, the Calcinea and the Calcaronea, and maintained the division between homocoel and

heterocoel grades of organization in both groups. This system was thus simultaneously based on the organization of the aquiferous system, the composition of the skeleton, the cytology and the embryology, and it gives quite a satisfactory picture of the group's evolution.

However, the system proposed by HARTMAN (1958) was not immediately accepted. In particular, this system was not followed by BURTON (1963) in his general revision of calcareous sponges. During his study of a large number of calcarea, BURTON was so impressed by their variability that he dismissed characteristics such as the arrangement of the aquiferous system, the position of the nucleus in the choanocyte and the type of larvae as being useless for taxonomy and phylogeny. He thus decided to group a large number of the described calcareous sponges together into " species " based on the understanding of the term " species " as a rather large union of forms with variable morphology and wide geographical distribution. The principal characters used in his classification were the external shape of the sponge and the presence or absence of certain spicule types. Consequently sponges with considerable anatomical, cytological and embryological differences, but with similar external forms and spicules, were united into the same species.

In earlier publications we have had the opportunity to discuss our position on the classification of the Calcarea (BOROJEVIĆ, 1965, 1966, 1968, 1969, 1970, 1979; VACELET, 1970, *in press*). We consider that the system proposed by BIDDER (1898) and revised by HARTMAN (1958) best reflects the phylogeny of these sponges, among which two clearly distinct groups may be distinguished. These groups have many different morphological, cytological and embryological characteristics, and both may be regarded as monophyletic. This division into two evolutionary lines may also be applied to fossil calcarea and, as was first demonstrated by DENDY & ROW (1913), to the few surviving relicts of the " Pharetronids " (ZITTEL, 1878), which display a full set of characteristics of either the Calcinea or the Calcaronea (VACELET, *in press*).

However, it must be emphasized that the fossil record is of little use in the phyletic reconstitution of the Calcarea (ZIEGLER & RIETSCHEL, 1970). This Class would have been represented in the Cambrian if the Heteractinida (middle Cambrian to Permian) are actually calcarea. However, the Heteractinida, which have polyactinal spicules of calcium carbonate, are very different from modern calcarea. Their evolutionary relationship to the Calcaronea and the Calcinea is unknown and probably remote, and they are considered to be a separate class by some authors, such as FINKS (1970). Isolated spicules which may be attributed to the Calcaronea have been described in early Cambrian reefs (JAMES & KLAPPA, 1983), in Ordovician strata (VAN KEMPEN, 1978), and in the lower Carboniferous, but no unequivocal proof of the existence of calcarea has yet been found. The Calcinea have no definitive fossil record (FINKS & HILL, 1967; WENDT, 1980).

We have undertaken a general revision of the classification of calcareous sponges with a redefinition of all the families and genera that are currently recognized. In view of the large number of Recent species of the Calcarea, we shall discuss the Calcinea and Calcaronea separately. In the present work an attempt is made to propose a diagnosis of orders, families and genera of the Calcinea, and to construct a general key for their identification. Photographs of type-species representing the typical organization of most genera are given. Sketches of the organization of the aquiferous system and of the skeletal architecture are included to clarify the anatomical basis for the proposed generic classification. The terminology proposed by BOROJEVIĆ *et al.* (1967) has been followed except for the terminology of spicules (in order to avoid confusion with the nomenclature of the spicules in Demosponges). The material studied

for this revision comes from collections of the Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, the British Museum of Natural History (London) and those of the authors.

SYSTEMATIC REVIEW

Class CALCAREA Bowerbank, 1864

DIAGNOSIS : Exclusively marine Porifera in which the mineral skeleton is composed entirely of calcium carbonate. Spicules are biradiate, triradiate and quadriradiate. Calcarea are always viviparous.

Subclass CALCINEA Bidder, 1898

DIAGNOSIS : Calcarea with regular (equiangular and equiradiate) or exceptionally parasagittal or sagittal triradiates and a basal system of quadriradiates. In terms of ontogeny, triradiates are the first spicules to be secreted. Choanocytes are basinucleate with spherical nuclei. The basal body of the flagellum is not adjacent to the nucleus. Calcinea incubate coeloblastula larvae.

Calcinea have a great variability of forms but their general organization and the basic characteristics of their cytology and embryology show that they represent a homogeneous group. All Calcinea have large choanocytes with basal spherical nuclei (fig. 1). There is no topological relationship between the nucleus and the basal structures of the flagellum. Like the whole class they are viviparous. Their ovocytes are formed in the mesohyl from an as yet undetermined cell-type. The origin of the spermatozoa and fertilization are incompletely known (HADZI, 1917; TUZET, 1947). Ovocytes grow by incorporation of nurse-cells, most of which are degenerated choanocytes. Embryogenesis proceeds diffusely in the sponge body, or in special structures described as "nests" (BOROJEVIĆ, 1969) (fig. 2). Fertilized eggs pass through total and equal divisions, and form coeloblastulae composed of equal blastomeres. Incorporation of maternal cells into the blastocoel is frequent (*Ascandra falcata* Haeckel, 1872, *Leucetta chagosensis* Dendy, 1913), but their destiny in the larva is unknown (BOROJEVIĆ, 1969). In some larvae, a few large non-flagellate cells can be found at the posterior pole; their number may be characteristic of the species. Larvae are free-swimming flagellated blastulae. The internal cell mass is progressively formed by immigration of flagellated external cells. When metamorphosis occurs a pupa is formed which is composed of apparently totipotent cells that differentiate according to their position : the external ones yield the future pinacoderm and the skeletogenous tissue, and the internal ones the choanoderm (BOROJEVIĆ, 1969). Early development apparently passes through the olynthus stage of organization. Triradiates are the first spicules secreted. The spicules are essentially regular, equiangular and equiradial (fig. 3). In some species, parasagittal spicules are occasionally present with one ray longer than the others and sometimes one angle different from the paired ones.

Two groups may be distinguished among the Calcinea. The first includes sponges with only free spicules. This is an extremely rich and variable group. All developmental stages, from

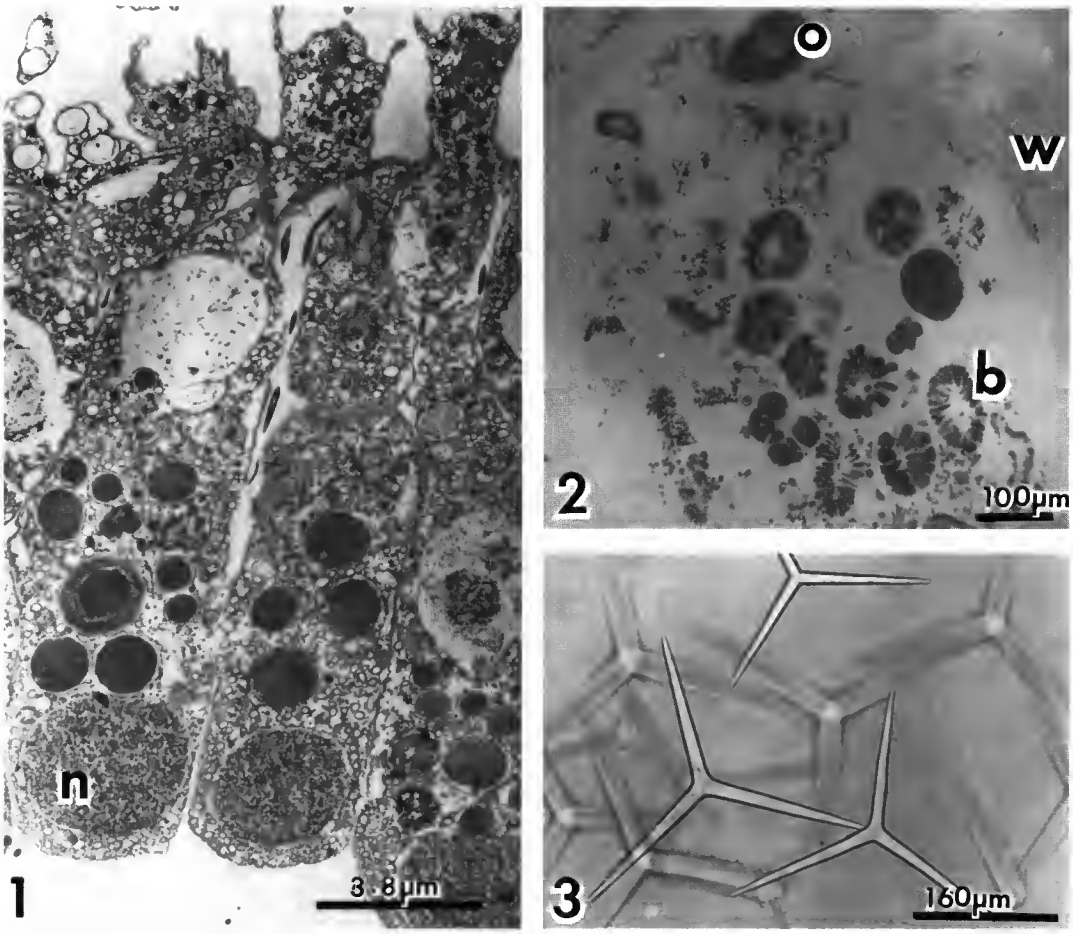


FIG. 1-3. — 1, choanocyte with a basal spherical nucleus (n) from *Clathrina clathrus* (TEM micrograph, courtesy of Dr Klaus RÜTZLER); 2, section through an embryo nest in *Ascandra minchini* (o : ovocyte; b : coeloblastula; w : wall); 3, regular and equiangular triradiates from a species of *Clathrina*.

simple olynthus-like sponges to the complex ones with an elaborate aquiferous system, are present. As will be discussed later, different parallel evolutionary lines may be distinguished, in each of which a complete series from simple asconoid organization to elaborate leuconoid systems can be observed. Although we recognize at least three evolutionary lines among them, they all may originate from sponges organized as the simple olynthus. In all the lines, progressive evolution from a homocoel to a heterocoel grade of organization may be followed. We can thus state that they all represent a monophyletic homogenous group and that they together cannot be divided into two orders, the Clathrinida and the Leucettida by their homocoel or heterocoel grade of organization, as was proposed by HARTMAN (1958). A single order, the Clathrinida, is thus proposed for all of the Calcinea without a hypercalcified skeleton.

The second group, the order Murrayonida Vacelet, 1981, includes only a few Recent sponges in which the skeleton is composed of spicule tracts and/or a supplementary non-spicular calcareous skeleton along with free calcareous spicules. This skeleton may be composed of a rigid non-spicular network, as observed in the Murrayonidae, or of spicule tracts with either calcareous plates, as in the Paramurrayonidae or tripods, as in the Lelapiellidae. Unlike the Clathrinida, the order Murrayonida has only a few representatives in Recent fauna and is restricted to three monospecific families. The three known species, which have an elaborate aquiferous system and a complex skeleton, probably represent the end of an old evolutionary line. No sponges with fused spicules are known among the Calcinea, as opposed to calcaronean hypercalcified sponges in which this type of skeleton is frequent (family Minchinellidae).

Order CLATHRINIDA Hartman, 1958 *emend.*

Diagnosis : Calcinea with skeleton composed exclusively of free spicules, without hypercalcified non-spicular reinforcements, spicule tracts, calcareous scales or plates.

Family Clathrinidae Minchin, 1900

Diagnosis : Clathrinida with an essentially tubular organization. A continuous choanoderm lines all the internal cavities. Growth is by longitudinal median divisions and anastomosis of tubes to form large units called the cormus. There is neither a common cortex nor a well-defined inhalant and exhalant aquiferous system.

Clathrinidae are simple calcinean sponges whose organization may be understood as being directly derived from the olynthus. Their constituent tubes are formed by a pinacoderm-

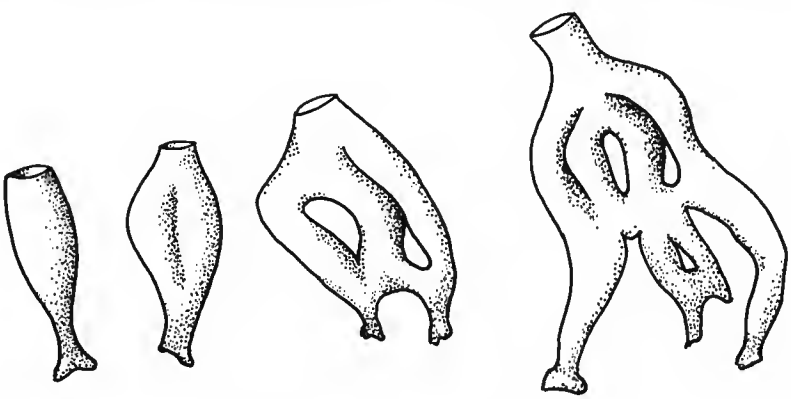


Fig. 4. — Cormogenesis of the family Clathrinidae through longitudinal median divisions of tubes. (After Hadzi, 1917.)

covered external layer containing spicules and an internal layer of choanocytes. Both layers are pierced by pores, each surrounded by a porocyte. The organization into a simple tube called the olynthus is found in early development.

Clathrinidae grow from the olynthus grade of organization through division, ramification and anastomosis of tubes to form a larger functional unit called the cormus (BOROJEVIĆ, 1968). A cormus is composed of individual tubes, each of which has an organization corresponding to an olynthus. This cormogenesis is obtained through a longitudinal median division of simple tubes, as described for *Guancha blanca* by HADZI (1917) (fig. 4).

In the large cormi of the Clathrinidae, certain types of differentiation may be observed in tube size and spiculation. A radial organization of the cormus may be very noticeable, with the central tube taking on the function of a cloaca. This tube becomes larger, but is still covered by a normal choanoderm and has the organization of a typical olynthus [e.g. *Clathrina reticulum* (Schmidt, 1862)]. On the other hand, special spicules, such as tripods in *Clathrina cerebrum* (Haeckel, 1872), or biradiates in *Clathrina contorta* (Bowerbank, 1864), may be found in external tubes of the cormus, which reinforce the external skeleton. However, these spicules are never part of a continuous cortex.

Genus **CLATHRINA** Gray, 1867

TYPE-SPECIES : *Clathrina clathrus* (Schmidt, 1864) (fig. 5).

DIAGNOSIS : Clathrinidae in which the choanoderm is flat or rarely raised up into conuli by the apical rays of the quadriradiates, but never forms true folds, at least when the sponge is in the extended state. The cormus is composed of anastomosed tubes. Regular, equiangular and equiradiate triradiates and/or quadriradiates, to which biradiates or tripods may be added.

The genus *Clathrina* is very large and represented by numerous species in all the world's seas. The classification of *Clathrina* is difficult, especially when the skeleton is composed only of triradiates (BOROJEVIĆ & BOURY-ESNAULT, 1987). Detailed knowledge of their growth, behaviour, ecological distribution and reproductive cycle may give useful information for recognizing the species in a defined habitat (BOROJEVIĆ, 1967; JOHNSON, 1980). In detailed studies of sponge populations several sympatric species of *Clathrina* are generally distinguished, which occupy distinct microecological spaces. According to the literature many species of *Clathrina* with only a few spicule categories have a cosmopolitan distribution. It is probable, however, that this is frequently due to the lack of recognition of differences between specimens collected by occasional sampling. The use of numerical analysis of shape, size and distribution of the spicules or a biochemical approach by studying isoenzymes may throw new light on the classification of this difficult group of the Calcarea (SOLÉ-CAVA *et al.*, in press).

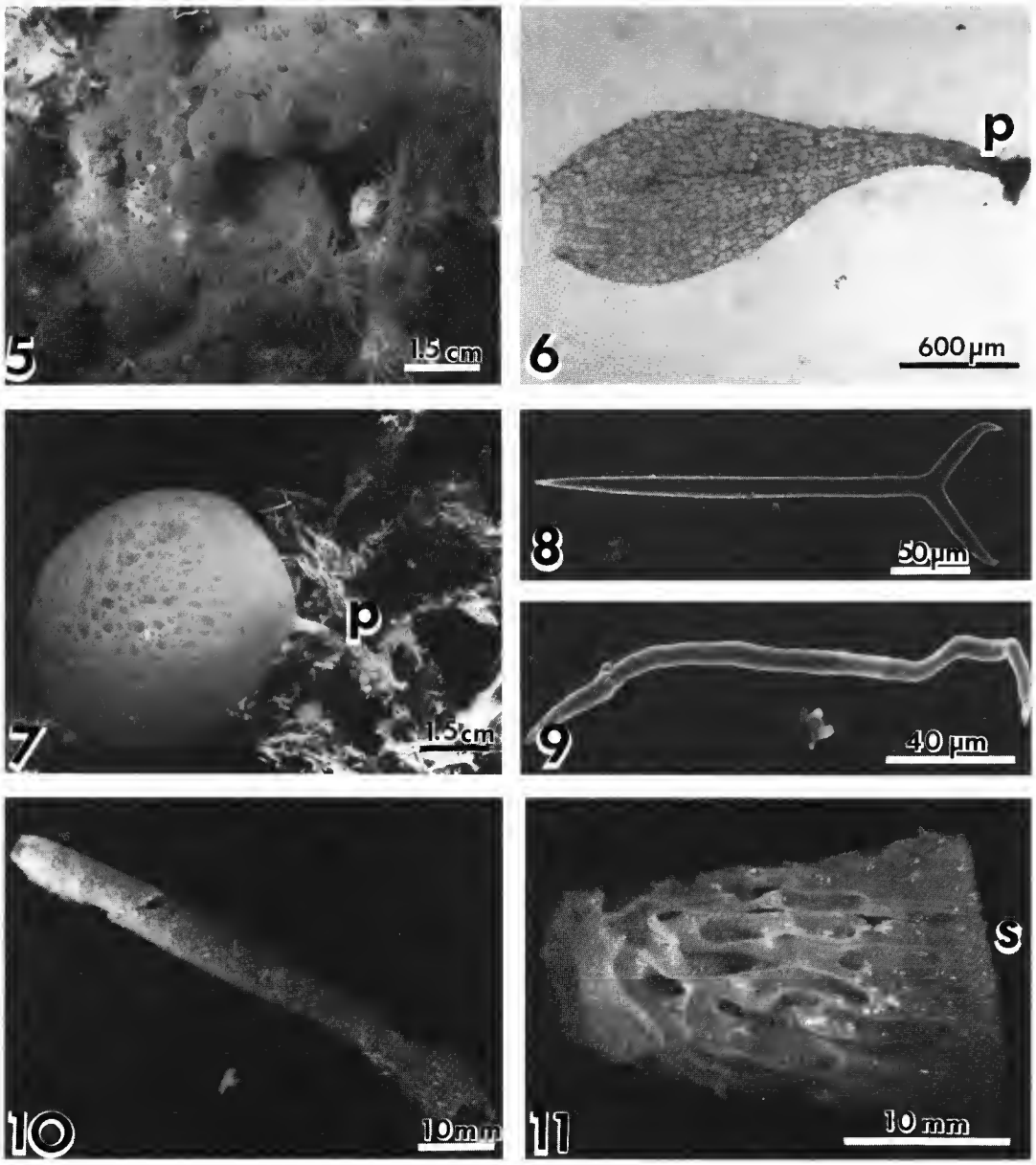


FIG. 5-11. — 5, *Clathrina clathrus* (underwater photograph); 6, *Guancha blanca*, young specimen from the Biscaye Bay (p : peduncle); 7, *Guancha lacunosa* (underwater photograph, p : peduncle); 8, parasagittal triradiate from the peduncular skeleton of *Guancha lacunosa* (SEM micrograph); 9, contorted biradiate from the peduncular skeleton of *Guancha lacunosa* (SEM micrograph); 10, type-specimen of *Soleniscus olynthus* (from BOROJEVIĆ & BOURY-ESNAULT, 1987); 11, type-specimen of *Dendya tripodifera* (from BOROJEVIĆ & BOURY-ESNAULT, 1986).

Genus **GUANCHA** Miklucho Maclay, 1868

TYPE-SPECIES : *Guancha blanca* Miklucho Maclay, 1868 (fig. 6).

DIAGNOSIS : Clathrinidae with a cormus composed of a peduncle and a clathroid body. The peduncle may be formed by true tubes with a normal choanoderm or may be solid with a special skeleton. The skeleton is composed of regular (equiangular and equiradiate) spicules to which parasagittal spicules are added, at least in the peduncle. In some species, only parasagittal spicules are present, and their unpaired ray is basipetally oriented.

Among the Clathrinidae, massive species composed of anastomosed tubes frequently display a progressive differentiation of particular parts of their cormus. In the *Guancha* evolutionary line, this differentiation involves a progressive distinction between a peduncle and a massive clathroid body. In the simplest species, *G. blanca* (fig. 6), the peduncle is still formed by normal tubes with a complete choanoderm. *Guancha blanca* is only slightly different from a typical *Clathrina*, and only the fact that it represents the starting point for an evolutionary line makes it possible for us to separate it into a distinct genus (BOROJEVIĆ & PEIXINHO, 1976). The peduncle progressively acquires a solid form with a special skeleton. *Guancha pulcherrima* (Dendy, 1891) is a good example of this type of differentiation, but *G. lacunosa* (Johnston, 1842) (fig. 7) is certainly the most typical and differentiated *Guancha* known, and always has a long peduncle supported by a special and elaborate skeleton. In parallel with the differentiation of the pedunculate cormus, *Guancha* species are characterized by parasagittal spicules. In *G. blanca*, these are localized in the peduncle and always arranged in a parallel fashion with their unpaired ray oriented basipetally. This tendency is more noticeable in other *Guancha*. In *G. tetela* Borojević, & Peixinho, 1976, all the spicules are parasagittal and their unpaired angle is larger than the paired ones. In *G. lacunosa*, similar spicules can be observed with vestigial paired rays; these spicules take on the function of large biradiates, in addition to smaller contorted true biradiates that are present in the peduncular skeleton (fig. 8 & 9).

Family SOLENISCIDAE fam. nov.

DIAGNOSIS : Clathrinida with an essentially tubular organization. They grow in the form of an individual olynthus, with several olynthi growing from the basal stolon-like tubes or in the form of distally ramified tubes radially arranged around a central olynthus tube without any special skeletal differentiation. A continuous choanoderm lines all the internal cavities. Spicules are regular triradiates and/or quadriradiates to which tripods or biradiates may be added.

We have decided to separate the genera *Soleniscus* (fig. 10) and *Dendya* (fig. 11) from the typical Clathrinidae to include sponges which correspond in their adult stage to a simple olynthus or to olynthus-like tubes either united at their base or distally ramified. Clathrinidae go through the olynthus grade of organization early after the larvae settle. They grow by

longitudinal median division of their tubes directly to form anastomosed clathrate bodies (fig. 12). Contrary to this growth type, Soleniscidae either maintain an olynthus form of organization throughout their life, or their tubes divide terminally, forming cormi composed of distally branched tubes. This form of growth is typical of *Leucosolenia* within the Calcaronea, but it is quite rare among the Calcinea. The family Soleniscidae may be considered to be the Calcinean equivalent of the Calcaronean Leucosoleniidae.

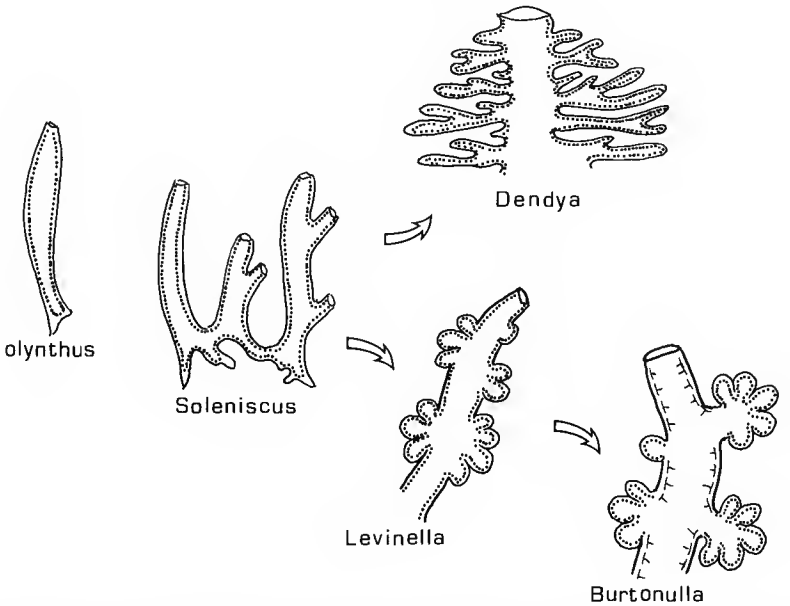


FIG. 12. — Evolution of families Soleniscidae and Levinellidae from the olynthus. Note the formation of the cormus in the Soleniscidae through terminal division and ramification of the olynthus tube and formation of external diverticuli in the family Levinellidae. ... represents choanoderm.

Genus **SOLENISCUS** Haeckel, 1870 *emend.*

TYPE-SPECIES : *Soleniscus stolonifer* (Dendy, 1891).

DIAGNOSIS : Soleniscidae in the form of an individual olynthus, with several olynthi growing from basal stolon-like tubes, or in the form of distally ramified creeping tubes.

The genus *Soleniscus* was described by HAECKEL in his "Prodromus" to include asconoid sponges with individual tubes bearing terminal oscula. It was used in his monograph as a "generic variety" for many species now mainly classified as *Leucosolenia*. This name was never used to designate a genus, but it corresponds to a well-defined organization that we distinguish now from *Clathrina* and we propose to elevate it to the generic level. We will

designate *S. stolonifer* (Dendy, 1891) as the type-species, which was the first species described to have this organization. In addition to *Soleniscus stolonifer, S. irregularis* (Jenkin, 1908), *S. hispida* (Brøndsted, 1931), *S. apicalis* (Brøndsted, 1931) and *S. olynthus* (Borojević & Boury-Esnault, 1987) (fig. 10) are also assigned to this genus.

*Genus **DENDYA** Bidder, 1898

TYPE-SPECIES : *Dendya tripodifera* (Carter, 1885) (fig. 11).

DIAGNOSIS : Soleniscidae where the cormus consists of a large central tube from which smaller radially arranged tubes branch off.

The genus *Dendya*, with the single species *D. tripodifera*, is characterized by a rigorously radiate organization (fig. 12). However, the whole cormus is composed of tubes that have the typical organization of the olynthus without a special differentiation of the skeleton and thus represents a typical member of the Soleniscidae.

REMARK

DENDY & ROW (1913) separated the genus *Ascute* from other homocoel sponges on the basis of the presence of a continuous and prominent layer of large external biradiates. *Ascute uteoides* (Dendy, 1892) figures among species with basinucleate choanocytes and this may indicate that the genus *Ascute* should be included in the Soleniscidae. However, according to a reexamination of the *A. asconoides* (Carter, 1885) type-specimen, its spiculation and skeletal organization are typical of the Calcaronea. DENDY's detailed description of *A. uteoides* leaves little doubt that its spiculation is very similar to that of *A. asconoides*. Considering the frequent difficulty in determining the position of nuclei in choanocytes, which may be modified by fixation procedures (VACELET, 1964), it seems that the genus *Ascute* would be more accurately placed closer to *Leucosolenia* among the Calcaronea, until DENDY & ROW's statement (1913) concerning the position of the choanocyte nucleus in this genus can be confirmed.

Family LEVINELLIDAE Borojević & Boury-Esnault, 1986

DIAGNOSIS : Clathrinida with a cormus composed of a central tube, which can be ramified, and of diverticuli isolated or grouped in clusters. The skeleton of the central and radial tubes is composed of regular (equiradiate and equiangular) spicules. The skeleton of the diverticuli is composed of regular and/or parasagittal spicules always clearly distinct from the spicules which compose the skeleton of the central tube. The choanoderm either lines all the central cavity or is restricted to the diverticuli.

The Levinellidae are derived from olynthus-like sponges through the formation of external diverticuli. In young sponges spherical or ovoid diverticuli are individually arranged,

while in larger specimens they are clustered. Each cluster may be arranged around a small central cavity which communicates directly with the main cavity (fig. 12). In the simplest genus, *Levinella*, the central tubular cavity is still unique and lined by the choanoderm. In *Burtonulla*, the cormus is ramified and the choanoderm is restricted to external diverticuli. The central tube of *Burtonulla* thus represents an atrium.

Genus **LEVINELLA** Borojević & Boury-Esnault, 1986

TYPE-SPECIES : *Levinella thalassae* Borojević & Boury-Esnault, 1986 (fig. 13).

DIAGNOSIS : Levinellidae with a cormus divided into a central tube and external diverticuli. The central tube is not ramified. A choanoderm lines all the internal cavities.

Young specimens of *Levinella* have a typical olynthus organization. As size increases, diverticuli are formed as new and original structures, as opposed to *Dendya*. They have a specific skeleton clearly different from that supporting the central olynthus. Presumably diverticuli were first formed as occasional extensions of the central body without a skeleton. The diverticuli are consequently secondary formations with a particular skeleton which do not correspond to the original olynthus organization (fig. 14).

*Genus **BURTONULLA** Borojević & Boury-Esnault, 1986

TYPE-SPECIES : *Burtonulla sibogae* Borojević & Boury-Esnault, 1986 (fig. 15).

DIAGNOSIS : Levinellidae whose central tube is ramified. The choanoderm is limited to the external diverticuli.

In *Burtonulla*, the choanoderm is limited to the secondary diverticuli and the primary olynthus lacks choanocytes. This sponge has acquired a heterocoel organization through an entirely original evolutionary pathway.

Family LEUCALTIDAE Dendy & Row, 1913

DIAGNOSIS : Clathrinida with tubular, ramified or even anastomosed cormus either with many oscula, or individualized with a large atrium and a single osculum. The sponge wall is composed of a distinct cortex and choanosome. The skeleton of the choanosome and the atrial wall is absent or composed of small and dispersed triradiates and quadriradiates.

In Leucaltidae, the cortical skeleton largely dominates the choanoskeleton which may be absent (fig. 16). Here the choanoskeleton clearly represents a secondary structure which complements the apical rays of the quadriradiates from the primary external skeletogenous

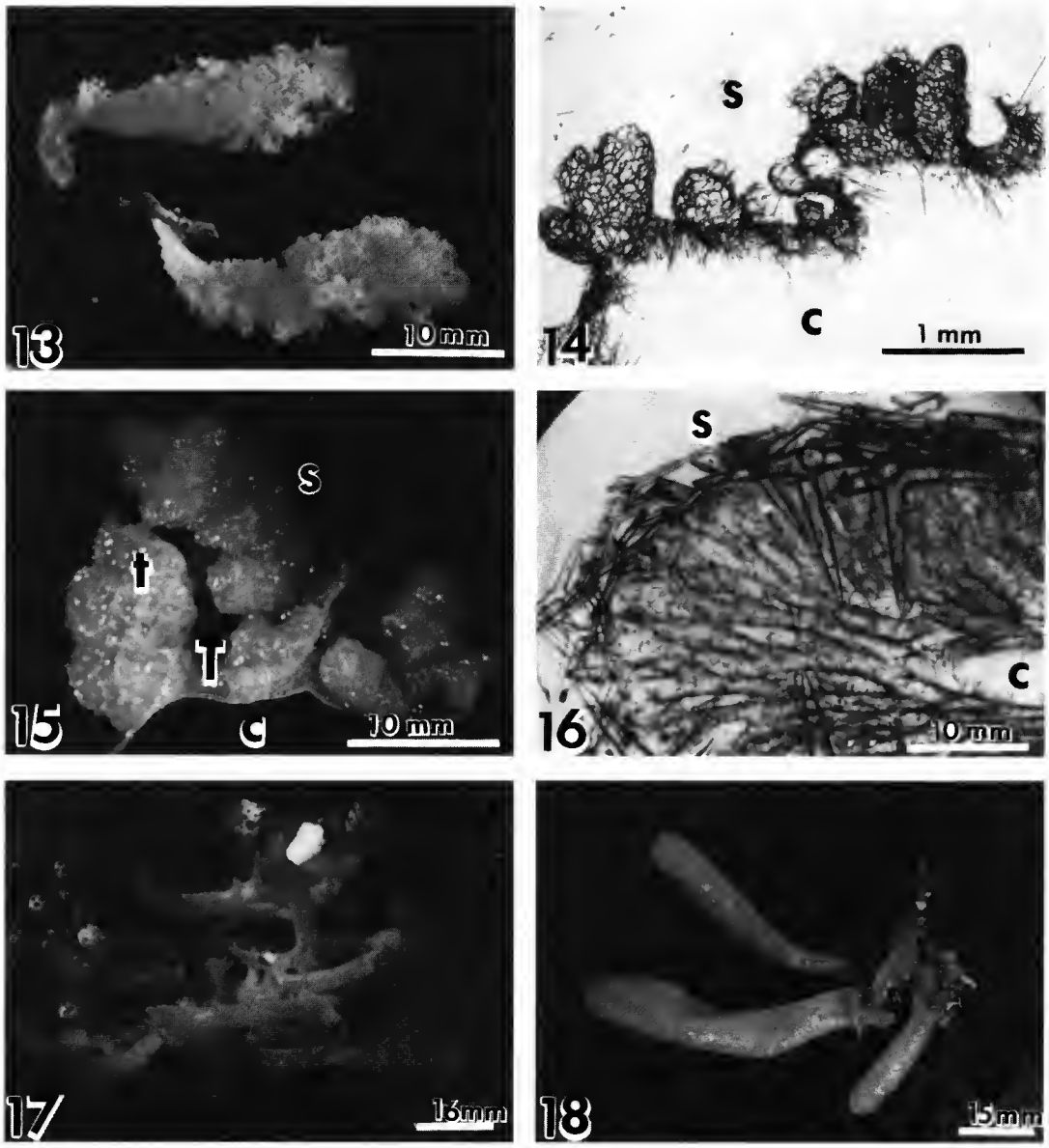


FIG. 13-18. — 13, type-specimen of *Levinella thalassae* (from BOROJEVIĆ & BOURY-ESNAULT, 1986); 14, sections through the wall of *Levinella thalassae* (S : external surface; C : central cavity; from BOROJEVIĆ & BOURY-ESNAULT, 1986); 15, portion of the type-specimen of *Burtonulla sibogae* (S : external surface; C : central cavity; t. : lateral tubes; T : central tube; from BOROJEVIĆ & BOURY-ESNAULT, 1986); 16, section through *Leucaltis clathria* (S : external surface; C : central cavity); 17, *Ascandra falcata* (underwater photograph); 18, type-specimen of *Ascandra minchini*.

layer. In the genus *Ascandra*, the most primitive species, *A. falcata* (fig. 17), has an organization similar to that of *Clathrina*, with a basal region composed of anastomosed tubes, and larger solitary vertical tubes, which display the typical organization of Leucaltidae with internal folds of the choanoderm. In *A. minchini* Borojević, 1966 (fig. 18) and in other Leucaltidae, the choanosome is formed by extensive folding of the choanoderm. Large apical rays of external quadriradiates support the whole choanosome, and in *A. minchini* and *Leucettusa simplissima* Burton, 1932, no other spicules are present in the choanoskeleton. In species where additional spicules are present in the choanosome, the choanoskeleton is composed of small and scattered spicules having no distinct relationship with the arrangement of the choanocyte tubes. Simultaneously, the development of a distinct atrial cavity is followed by the formation of a secondary skeleton for the atrial wall (fig. 19).

Genus **ASCANDRA** Haeckel, 1872

TYPE-SPECIES : *Ascandra falcata* Haeckel, 1872 (fig. 17).

DIAGNOSIS : Leucaltidae in which the choanoderm forms folds inside the choanocoel which isolate radially arranged shallow cavities or true radial tubes. The choanosomal folds are supported by apical rays of external quadriradiates only.

The genus *Ascandra* represents an independant evolutionary line among Clathrinida in which the increase in the choanodermal surface is obtained by the formation of folds inside the choanocoel. These folds delimit new spaces which are shallow cavities in *A. falcata* (fig. 19), but which represent deep radial tubes in *A. minchini* (fig. 19, 20). Consequently *A. minchini* (fig. 18) could take on the form of large individual tubes of which the external surface is covered by a continuous pinacoderm and supported by a specific skeleton corresponding to a cortex. The distance between the external surface and the internal parts of the choanoderm makes the constitution of a complex system of inhalant aquiferous cavities necessary. However, the central choanocoel opens directly into the osculum. Functionally, the

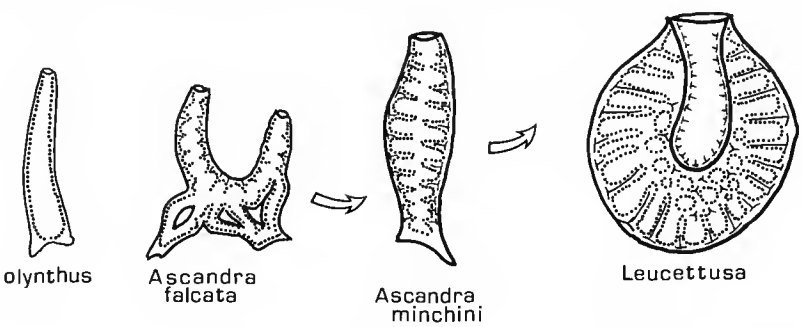


FIG. 19. — Evolution of the family Leucaltidae from olynthus through formation of internal choanodermal folds. ... represents choanoderm.

organization of *Ascandra* is analogous to that of *Grantia* Fleming, 1828 of the subclass Calcaronea. However, the evolution of these genera is totally different and indicates that the sycon-like organization could occur through two parallel and distinct evolutionary lines.

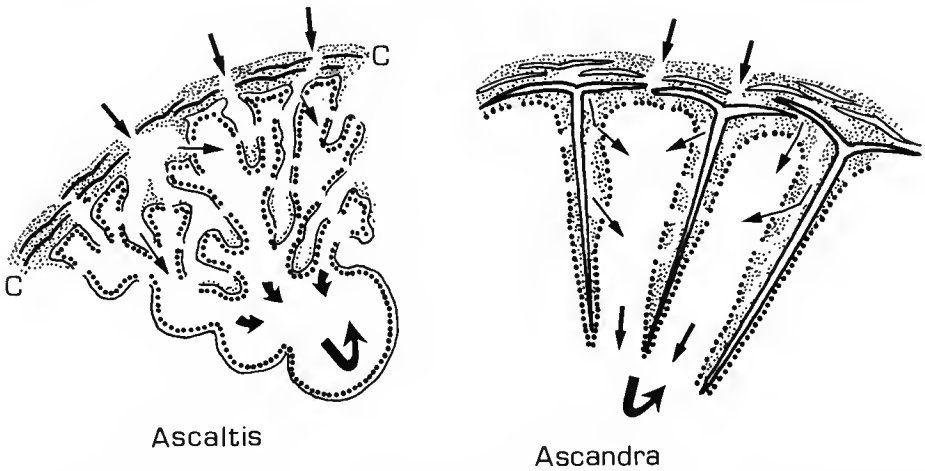


FIG. 20. — Formation of inhalant systems in genera *Ascandra* and *Ascaltis*. In *Ascandra* inhalant lacunae interconnect the external surface of the original olynthus tube with internal folds of choanoderm. In *Ascaltis* an inhalant system interconnects ostia of the cortex with openings on the wall of the choanocyte tube. c : cortex. → indicates the water current flow; ... represents choanoderm.

*Genus **LEUCALTIS** Haeckel, 1872

TYPE-SPECIES : *Leucaltis clathria* Haeckel, 1872.

DIAGNOSIS : Leucaltidae with a body composed of large, ramified and anastomosed tubes. Each tube has a distinct cortex, a choanoderm composed of elongated and ramified choanocyte chambers and a central atrium. The choanoderm and the atrial wall have a secondary skeleton composed of small triradiates and quadriradiates.

The body of the unique species, *Leucaltis clathria*, is composed of large anastomosed tubes, reminiscent of *Ascandra falcata*. The large atrium is an original structure developed after the formation of radial tubes (fig. 16).

Genus **LEUCETTUSA** Haeckel, 1872

TYPE-SPECIES : *Leucettusa corticata* Haeckel, 1872.

DIAGNOSIS : Leucaltidae with a simple tubular body, a large atrium and choanocyte chambers which are either elongated, spherical or both.

The genus *Leucettusa* bears a clear resemblance to *Ascandra minchini*. The simplest representative of the genus, *L. simplicissima* (fig. 21), differs from *A. minchini* only in the formation of an atrium with delicate periatrial spicules. The whole choanosome is composed of radially arranged elongated chambers, supported exclusively by the large apical rays of cortical quadriradiates (fig. 22). Its organization is thus typically syconoid. In *L. vera* (Poléjaeff, 1883), spherical chambers are added to the elongated ones and a choanoskeleton is progressively developed. In *L. corticata*, the whole aquiferous system is leuconoid.

Incertae sedis

*Genus **LEUCLATHRINA** Borojević & Boury-Esnault, 1987

TYPE-SPECIES : *Leuclathrina asconoides* Borojević & Boury-Esnault, 1987.

DIAGNOSIS : Leucaltidae (?) with leuconoid organization. The skeleton is restricted to the cortex and the choanosome completely lacks spicules.

Leuclathrina may be derived from an olynthus through progressive folding of the choanoderm inside the primary olynthus tube. In *Ascandra*, in which the radially arranged apical rays of quadriradiates support the choanodermal folds, the radial organization of the choanoderm is preserved. In the spherical choanocyte chambers of *Leucettusa*, the leuconoid organization is obtained through progressive rounding of elongated choanocyte chambers, and in *Leucettusa vera* for example both forms of choanocyte chambers still coexist in the same sponge. In *Leuclathrina*, in which no elements of the external skeleton of primary olynthus support the choanoderm folds, the radial organization is lost and a lacunar, leuconoid type of organization has been acquired directly without a passage through the syconoid organization.

The choanosome of *L. asconoides* is located only in the central part of the sponge, and the oscula are situated at the end of chimneys with no choanoderm.

Family LEUCASCIDAE Dendy, 1892

DIAGNOSIS : Clathrinida with a body differentiated into a cortex and a choanosome whose organization is reminiscent of a clathroid body composed of anastomosed tubes. The cortex contains a specific skeleton and is composed of large triradiates and/or quadriradiates. Choanocyte chambers are tubular, often highly ramified and anastomosed. The choanoskeleton is restricted to the walls of the choanocyte chambers, maintaining a distinctly tubular organization.

The Leucascidae are clearly derived from species similar to massive *Clathrina* with a cormus composed of densely anastomosed tubes. As pointed out by DENDY & ROW (1913) and BOROJEVIĆ (1968), the acquisition of a common cortex is a new grade of integration for the sponge body and this makes it necessary clearly to separate these species from the Clathrinidae. It should be emphasized that this cortex is not derived from the outermost tubes

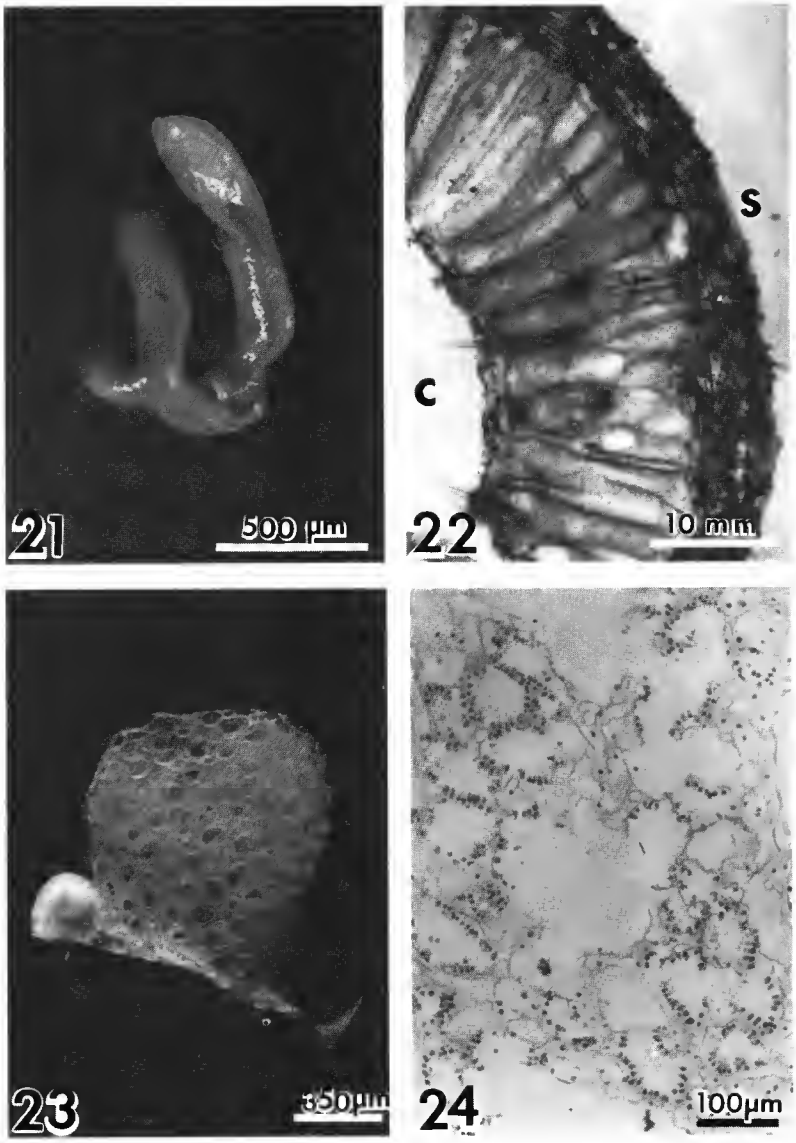


FIG. 21-24. — 21, type-specimen of *Leucettusa simplicissima*; 22, section through a specimen of *Leucettusa simplicissima* (S : external surface; C : central cavity); 23, *Ascaltis lamarcki*, specimen from the Bay of Biscay; 24, section through *Leucetta chagosensis* showing the leuconoid organization.

of the clathroid cormus, but is a new structure composed only of the pinacoderm and the skeletogenous layer. In *Ascaltis* only the inhalant aquiferous system evolved to lead the water current from the cortex to the innermost choanocyte tubes (fig. 20). In *Leucascus*, a central exhalant atrium is also differentiated and surrounded by a wall with no choanoderm. The evolution from *Leucascus* to Leucettidae simply goes through the reorganization of the choanosome and formation of a true leuconoid aquiferous system.

Genus **ASCALTIS** Haeckel, 1872

TYPE-SPECIES : *Ascaltis lamarcki* Haeckel, 1872 (fig. 23).

DIAGNOSIS : Leucascidae with a massive cormus composed of ramified and anastomosed tubes covered by a common cortex. The inhalant aquiferous system is represented by spaces delimited by the cortex and the walls of choanosomal tubes. The exhalant aquiferous system is reduced to the osculum or to a secondary atrial cavity formed by the calyciform growth of the cormus.

The simplest species of the genus *Ascaltis* are very similar to *Clathrina* with the cormus organized around a large central tube. The only distinction between, for example, *Clathrina reticulum* and *A. lamarcki* is the presence in the latter of a thin continuous cortex surrounding all the cormus and delimiting the inhalant spaces (fig. 25). In more differentiated *Ascaltis*, such

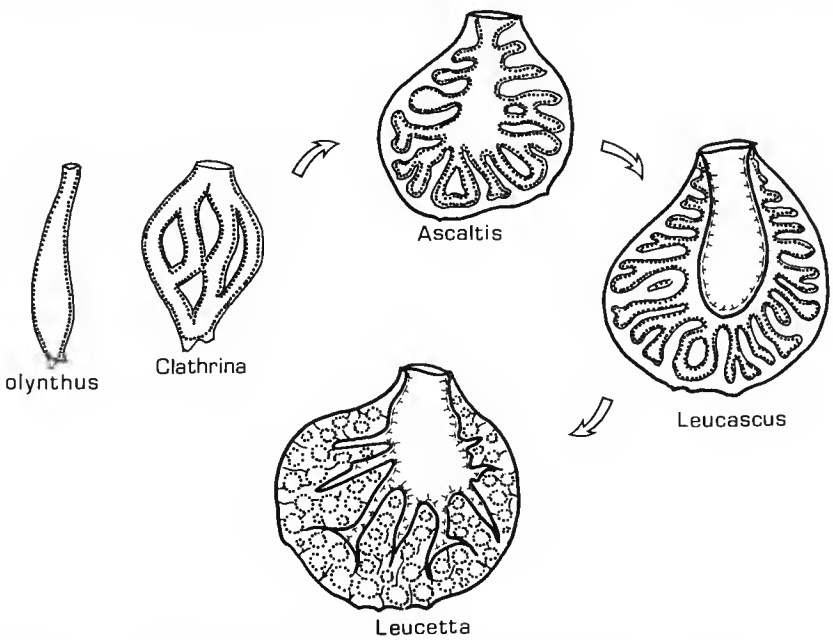


FIG. 25. — Evolution of the family Leucascidae and Leucettidae from the clathroid body found in genus *Clathrina* through the formation of the external cortex in genus *Ascaltis* and atrial cavity in genus *Leucascus*.

as *A. compressa* (Dendy & Frederick, 1924), the cortex becomes well-structured and the sponge body acquires a solid and well-defined form.

Genus **LEUCASCUS** Dendy, 1892

TYPE-SPECIES : *Leucascus simplex* Dendy, 1892.

DIAGNOSIS : Leucascidae with copiously branched and anastomosed choanocyte tubes. The exhalant aquiferous system is represented by a well-developed atrium delimited by a specific wall with no choanoderm.

The genus *Leucascus* is similar to *Ascaltis* and clearly reminiscent of the tubular organization of the clathroid cormus. However, the constitution of a common atrium, distinct from both the inhalant and exhalant aquiferous systems, is a new evolutionary advance and merits a generic distinction from *Ascaltis* (fig. 25).

Family LEUCETTIDAE Borojević, 1968

DIAGNOSIS : Clathrinida with a solid body. The aquiferous system is always leuconoid. The choanoskeleton is well-developed and in the form of a regular network composed of triradiates and/or quadriradiates. The cortex is thin and composed of spicules similar to those in the choanoskeleton.

The Leucettidae are apparently Clathrinida that have reached the highest degree of differentiation. They are probably derived from Leucascidae. Spherical choanocyte chambers are diffusely distributed throughout the choanosome supported by a regular network of the choanoskeleton. The choanosome of Leucettidae no longer recalls the tubular organization of the clathroid cormus. While in Leucascidae the choanoskeleton is still a two-dimensional structure formed by the curved walls of the choanocyte tubes, in Leucettidae the choanoskeleton is a true three-dimensional structure (fig. 25).

Genus **LEUCETTA** Haeckel, 1872

TYPE-SPECIES : *Leucetta primigenia* Haeckel, 1872.

DIAGNOSIS : Leucettidae with a homogenous organization of the wall and a typical leuconoid aquiferous system. There is neither a clear distinction between the cortex and the choanoskeleton, nor the presence of a distinct layer of subcortical inhalant cavities. The atrium is frequently reduced to a system of exhalant channels that open directly into the osculum.

We use DENDY and ROW's (1913) definition of the genus *Leucetta*. These sponges have attained a high degree of functional organization, similar to that of most Porifera, particularly

the demosponges, which are typically leuconoid (fig. 24). They are well-adapted to shallow water habitats and are the most frequent Calcinea of tropical regions, where they can reach a considerable size and distribution density.

Genus **PERICHARAX** Poléjaeff, 1883

TYPE-SPECIES : *Pericharax heteroraphis* Poléjaeff, 1883.

DIAGNOSIS : Leucettidae with a large central atrium surrounded by a thick wall. The wall is divided into a choanoderm and a thin subcortical layer of inhalant cavities supported by a peculiar skeleton partially composed of the centripetal rays of the special cortical triradiates.

The genus *Pericharax* has an organization similar to that of *Leucetta*. However, the presence of a particular differentiation of the subcortical inhalant cavities with a specific skeleton clearly demonstrates the difference between these genera (fig. 25).

Incertae sedis

*Genus **LEUCOMALTHE** Haeckel, 1872

TYPE-SPECIES : *Leucomalthe bomba* Haeckel, 1872.

DIAGNOSIS : Clathrinida (?) with a solid body and a large central cavity. Choanocyte chambers greatly elongated, tubular and copiously branched. Skeleton consists of regular triradiates and microbiradiates in the cortical skeleton, regular triradiates in the choanoskeleton and sagittal quadriradiates both in the atrial skeleton and in the exhalant channels. Large longitudinal biradiates present throughout the body.

This sponge, which was described by HAECKEL from a unique specimen, has never been found again. The special organization of its aquiferous system is reminiscent of *Dendya* and one may speculate that it originated from a *Dendya*-like sponge through progressive corticalization and formation of an atrium. However, as pointed out by DENDY & ROW (1913), this sponge was placed in the Calcinea on somewhat dubious grounds. In particular, sagittal spicules in the atrial skeleton are not normally found in Calcinea, and it will be necessary to examine new material to identify the exact taxonomic position of this species.

Order MURRAYONIDA Vacelet, 1981

DIAGNOSIS : Calcinea with a reinforcement of the skeleton composed of either spicule tracts, calcareous plates or a rigid monospicular skeleton. The canal system is leuconoid in the three known species. Diapasons (tuning-fork shaped triradiates) or modified biradiates are present, and are generally fasciculated.

This diagnosis is modified from VACELET (1981) to include Lelapiellidae.

Family MURRAYONIDAE Dendy & Row, 1913

DIAGNOSIS : Murrayonida in which the choanosomal skeleton is composed of a rigid calcareous, aspicular network. The cortex is composed chiefly of overlapping calcareous scales.

*Genus **MURRAYONA** Kirkpatrick, 1910

TYPE-SPECIES : *Murrayona phanolepis* Kirkpatrick, 1910 (fig. 26-29 & 31).

DIAGNOSIS : Murrayonidae with a definite pore-zone whose cortical skeleton consists of small triradiates. Diapasons (tuning-fork shaped spicules) present beneath the dermal scales.

The only species, *Murrayona phanolepis*, is a stony sponge which may be globular, pyriform or lamellate (fig. 26). The lamellate specimens have a distinct inhalant and exhalant surface; the globular ones have special generally-equatorial inhalant areas. The cortical skeleton of the inhalant areas is made up of a tangential reticulation of triradiates, while the exhalant surfaces are covered by scales (fig. 28) originating from regular triradiates. The diapasons (fig. 29) are isolated under the scales and do not build tracts (fig. 31). A circlet of special triradiates with long lateral rays surrounds the osculum. The mains skeleton is reticulate and made up of fused, irregularly-shaped calcitic elements (sclerodermites) without entrapped spicules. The aquiferous system is leuconoid with basinucleated choanocytes. Embryos are of the blastula type.

Family PARAMURRAYONIDAE Vacelet, 1967

DIAGNOSIS : Murrayonida with choanosomal skeleton made up of fascicles of diapasons (tuning-fork triradiates) without any rigid structure. Cortical skeleton composed chiefly of a superficial layer of overlapping calcareous scales and of an internal layer of free calcareous plates.

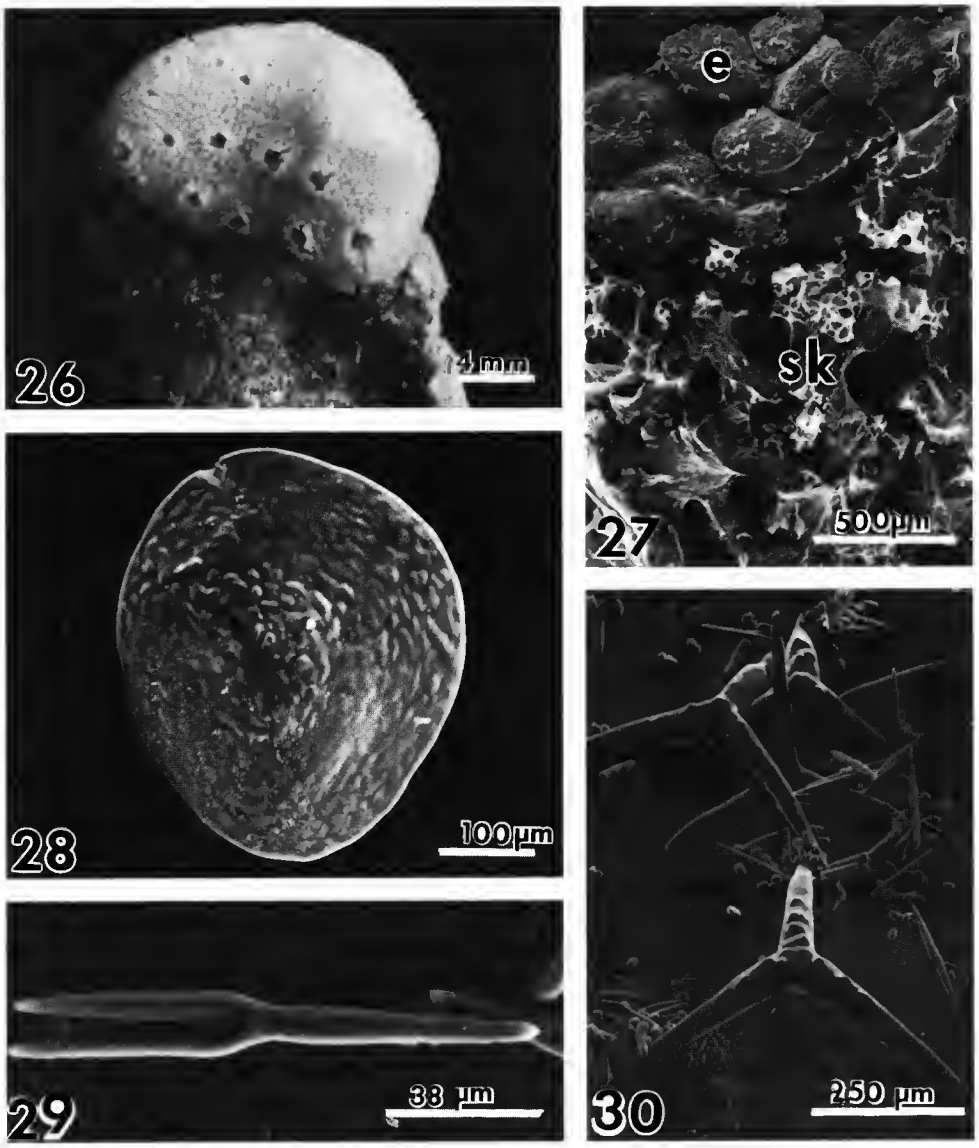


FIG. 26-30. — 26, *Murrayona phanolepis*, exhalant side of a lamellate specimen from Moorea (from VACELET, 1977); 27, *Murrayona phanolepsi*, specimen from Moorea (e : exhalant surface; sk : aspicular skeleton; SEM micrograph); 28, *Murrayona phanolepsis*, calcareous scale (SEM micrograph); 29, *Murrayona phanolepis*, tuning-fork triradiate (SEM micrograph); 30, *Lelapiella incrustans*, spicules of a specimen from Hawaii (SEM micrograph).

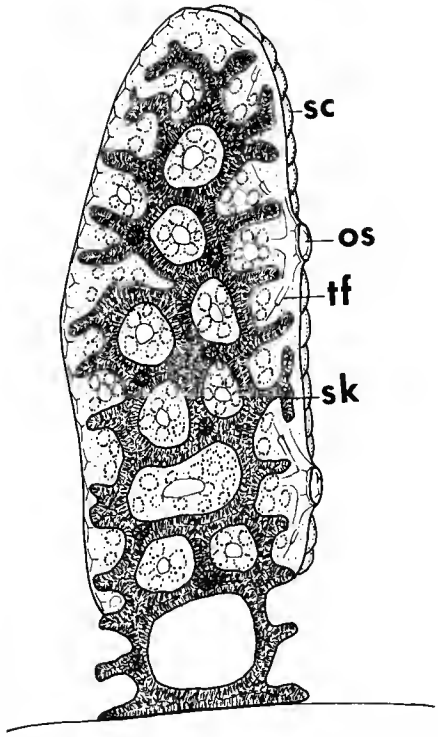


FIG. 31. — *Murrayona phanolepis* (original). Section through a lamellar specimen, supported by a dead basal part. The inhalant side is on the left, the exhalant one on the right (os : osculum ; sc : calcareous scales of the exhalant side ; sk : aspicular calcareous skeleton ; tf : tuning-fork triradiate).

*Genus **PARAMURRAYONA** Vacelet, 1967

TYPE-SPECIES : *Paramurrayona corticata* Vacelet, 1967 (fig. 32).

DIAGNOSIS : Same as the family.

The only species, *P. corticata*, may be derived from the Murrayonidae through loss of the rigid calcareous network. The calcareous plates of the cortical skeleton are not fused, but are loosely joined by organic material. They probably originate from the external scales which are modified triradiates. Oscula are surrounded by a circlet of special quadriradiates. The choanosomal skeleton is composed exclusively of tuning-fork triradiates which are generally disposed in fascicles. Some spicules, including free tuning-fork triradiates, triradiates and quadriradiates, can be observed at the periphery of the sponge where the inhalant areas are presumably located. The aquiferous system is leuconoid with basinucleated choanocytes. Embryos are of the blastula type.

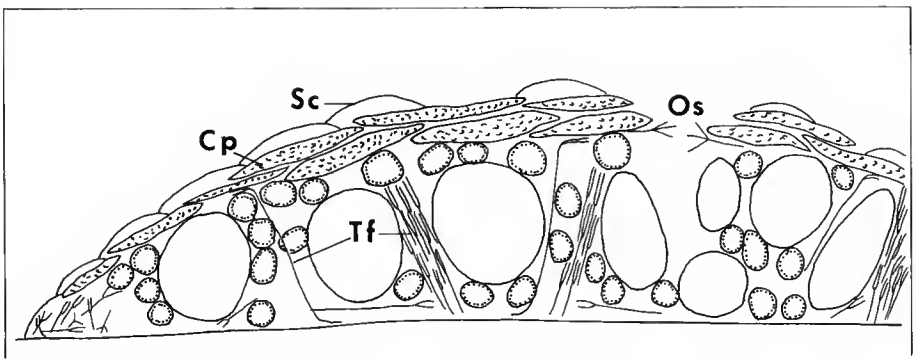


FIG. 32. — Section through *Paramurrayona corticata* (cp : calcareous plates; os : osculum; sc : calcareous scales; tf : tuning-fork triradiates; from VACELET, 1967).

Family LELAPIELLIDAE fam. nov.

DIAGNOSIS : Murrayonida with choanosomal skeleton made up of fascicles of biradiates without any rigid structure. Cortical skeleton composed chiefly of a layer of tripods and curved biradiates.

*Genus **LELAPIELLA** Vacelet, 1977

TYPE-SPECIES : *Lelapiella incrustans* Vacelet, 1977 (fig. 30, 33).

DIAGNOSIS : Same as the family.

The reinforcement of the skeleton of this incrusting sponge is weak compared to that of the two recent representatives of Murrayonida. It consists of a dense cortical layer of large tripods and curved biradiates, a dense basal layer of intermingled curved biradiates, and of fascicles of biradiates running obliquely through the choanosome and binding together the two layers. The osculum is surrounded by several rows of sagittal triradiates. The aquiferous system is leuconoid with basinucleate choanocytes. Embryos are unknown.

Lelapiella incrustans was first classified in the family Lelapiidae of the Calcaronea based on the presence of fascicles of special, elongated spicules, which here are modified biradiates. However, the choanocyte nucleus was later found to be basal in position (VACELET, 1981), and this is confirmed again here on new well-preserved material from New Caledonia. Furthermore, the tripods (fig. 30) of the cortical skeleton are derived from equiangular triradiates. Based on these two calcinean characters and on the general organizational similarities with *Paramurrayona*, we suggest classifying this sponge in the Calcinea, order Murrayonida.

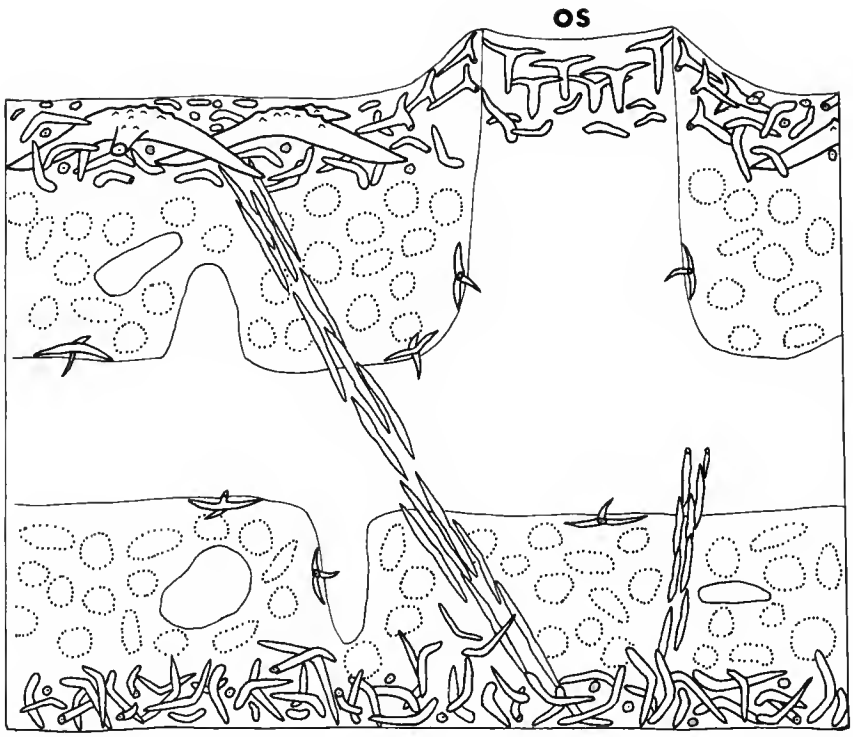


FIG. 33. — Section through *Lelapiella incrustans* (os : osculum; from VACELET, 1977).

DISCUSSION

The evolution of the Clathrinida seems to have its starting point in the olynthus grade of organization. This form is probably found in the early developmental stages of all of the Clathrinida and is rarely present in adult sponges. The increase in the size of an individual olynthus is limited. The increase in its diameter consequently involves a modification in the ratio between the volume of the internal water column and the surface of the choanoderm, which is responsible for maintaining the water current in the olynthus tube. An increase in diameter must be followed by an increase in the choanodermal surface.

Growth from this simple form may follow four pathways :

1) One of the possible lines of evolution is the increase of the choanoderm inside the olynthus itself through the formation of internal folds (fig. 19). This mode of growth is exemplified by the genus *Ascandra*, where internal folds may delimit shallow cavities, as in *A. falcata*, or true radial tubes, as in *A. minchini*. The next evolutionary step may be the

division of the choanosome into radial or spherical spaces, i.e. true choanocyte chambers, where the ratio between water volume and choanodermal surface is favourable. Inhalant and exhalant aquiferous systems must be developed to conduct the water current in and out of the sponge. Genera with a heterocoel grade of organization are thus progressively formed from sponges with an asconoid organization. We have found this evolutionary line among Leucaltidae.

2) Another possibility for the increase of choanodermal surface is the formation of external diverticuli on the olynthus (fig. 12). This evolutionary pathway has been extensively followed by the Calcaronea, in which most genera originate from the *Sycetta* type of organization, corresponding to a large central tube with radially arranged diverticuli. Among the Calcinea this evolutionary line was only followed by the family Levinellidae. Young specimens of *Levinella thalassae* have a typical olynthus organization, but during their growth, diverticuli are formed as new external structures with their own skeleton. At first solitary, they become progressively grouped in bunches around a small central cavity. In *Levinella*, the central tube is still covered by a choanoderm, while in *Burtonulla* the choanoderm has apparently become restricted to diverticuli. The organization of small *Burtonulla* corresponds exactly to that of *Sycetta*. One may wonder why this form gave rise to a very flourishing evolutionary line in the Calcaronea, but not in the Calcinea. This may be explained by the fact that cormus growth in Levinellidae is obtained by the multiplication of spherical diverticuli. This implies the multiplication of tubes that carry the diverticuli, followed by their ramification and the formation of large, fragile structures. Among the Calcaronea growth is obtained by the elongation of diverticuli in the genus *Sycetta*. They become progressively coalescent and form compact solid structures found in the genus *Sycon* Risso, 1826. The corticalization represents the subsequent step which yields the grantioid type of organization in the families Grantiidae, Heteropiidae, Amphoriscidae, etc.

3) The increase in olynthus length is limited by the fragility of the long linear structures (fig. 12). In the genus *Soleniscus*, which is representative of this grade of organization, only a few species form longer creeping tubes with short offshoots. Two solutions were found for this problem. In the genus *Dendya*, regular subdivision of tubes and a rigorous radial organization has formed a compact body that can reach a considerable size without any reinforcement of the whole body by a common external structure, such as a cortex. However, if *Leucomalthe* is actually a calcinean sponge formed through the corticalization of a *Dendya*-like structure, this evolutionary line is remarkably similar to that linking *Sycon* to Grantiidae.

4) In the evolutionary line followed by the Clathrinidae, Leucascidae and Leucettidae growth of the olynthus is followed by the formation of anastomosed, interconnected tube systems, constituting mechanically resistant units described as cormi (fig. 4). Inside the cormus, the olynthus-like tubes become integrated with a progressive specialization. The central tube takes over the function of expelling water from the cormus, as is the case of *Clathrina reticulum*. External tubes may develop a special skeleton, as can be observed in *Clathrina cerebrum*. In the genus *Guancha*, a peduncle is progressively formed, which acquires a specific and elaborate skeleton. A continuous cortex may be progressively formed giving structural unity to the whole cormus, as can be observed in *Ascaltis lamarcki* (fig. 20). This solution was followed by numerous sponges as seen by the progressive corticalization and differentiation of inhalant and exhalant systems, which are fully exemplified by the

evolutionary lines extending from the Clathrinidae through the Leucascidae to the Leucettidae (fig. 25).

We must emphasize that, among the Clathrinida, all these growth possibilities have been used with success, and complex heterocoel structures have been formed in all evolutionary lines, most of which are represented by solid, resistant and highly functional calcareous sponges.

A cladogram representing a hypothetical phylogenetic relationship between the Clathrinida genera is proposed (fig. 34). All four evolutionary lines are developed from a simple

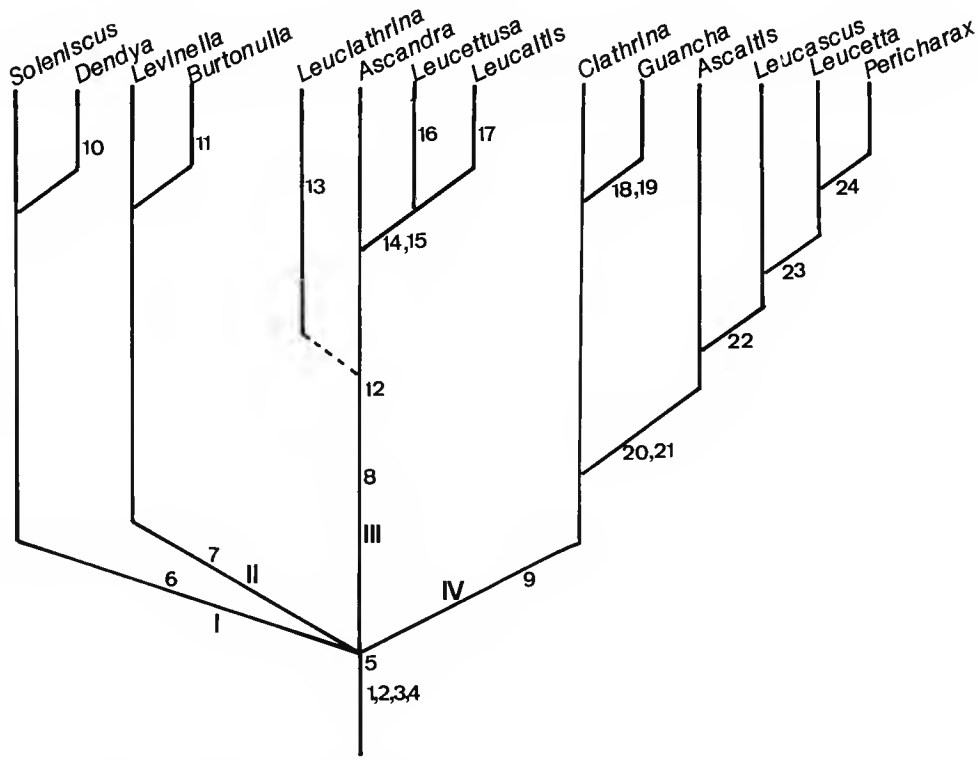


FIG. 34. — Cladogram of a proposed phylogeny of Clathrinida through four evolutionary lines I, II, III, IV. **1** : Basinucleate choanocyte (fig. 1). **2** : Coeloblastula larvae (fig. 2). **3** : Regular, equiradiate and equiangular spicules (fig. 3). **4** : Triradiates are the first spicules in ontogeny. **5** : Olynthus grade of organization. **6** : Increase in length of the olynthus (fig. 12). **7** : Formation of external diverticuli on the olynthus with development of a secondary skeleton (fig. 12). **8** : Increase in the olynthus diameter with formation of internal folds of choanoderm (fig. 19). **9** : Growth of the olynthus through longitudinal division and anastomosis, with formation of complex cormi (fig. 4). **10** : Rigorous radial organization of cormi with terminal division of tubes (fig. 12). **11** : Choanoderm limited to external diverticuli (fig. 12). **12** : Inhalant system interconnecting external surface and internal folds of choanoderm (fig. 20). **13** : Lacunar leuconoid organization. **14** : Formation of central atrium and secondary atrial wall (fig. 19). **15** : Secondary choanoskeleton. **16** : Solitary body. **17** : Body formed of large anastomosed tubes. **18** : Formation of distinct peduncle. **19** : Presence of parasagittal spicules. **20** : Formation of a common cortex covering all the cormus (fig. 25). **21** : Inhalant system interconnecting ostia of the cortex and choanocyte tubes (fig. 20). **22** : Formation of common exhalant system replacing central choanocyte tube (fig. 25). **23** : Typical leuconoid organization (fig. 25). **24** : Formation of subcortical inhalant cavities with specific skeleton.

olynthus. In evolutionary line I, this grade of organization may be present in adult sponges, and, if we exclude a possible evolution of *Leucomalthe* from this line, it may be considered to be the least evolved one. Lines II, III, and IV correspond to the three proposed solutions to the increase and progressive constitution of complex forms from the olynthus. They all have independently reached the heterocoel grade of organization.

CONCLUSION

Calcinea have characteristics that may lead us to consider them as an ancient and primitive group of sponges with a direct evolution from simple to complex forms. The simplest grade of sponge organization, the olynthus, is found among the Soleniscidae, which includes rare species in which the olynthus corresponds to the adult organization. One may thus be tempted to suppose that there is a direct evolution from simple to complex forms in the Calcinea, i.e. from the Soleniscidae and Clathrinidae to the Murrayonidae. Indeed, when discussing the Murrayonidae Dendy & Row (1913) pointed out that "this family seems to mark the culminating point of the Leucascid-Leucettid line of evolution, and there is no other known calcareous sponge with a skeleton so highly specialized as *Murrayona*". However, two different modes of evolution must be distinguished in the subclass Calcinea.

In the Clathrinida, it seems that a progressive step by step evolution from simple to complex forms has occurred. All the possibilities of the progressive elaboration of complex structures, from the elementary functional form, the olynthus, are known and all intermediate stages are still present. Evolution apparently occurred along parallel lines from homocoel (ascon) to heterocoel (sycon and leucon) grades of organization. A true leuconoid organization has only been obtained in all the members of the family Leucettidae.

Clathrinida live primarily in shallow waters. They are exposed to variable ecological conditions and subjected to frequent and rapid modifications. The presence of a complete evolutive series living under these conditions is not consistent with the group's supposed age. The whole pattern of the relationship between the Clathrinida and their ecological distribution leads the consideration that they are a young group which underwent a relatively recent surge in evolution and is now in full expansion. Rapid and rich evolution has created numerous species where few intermediate forms have been lost. No calcareous sponges similar to the Clathrinida are known as fossils. However, it must be considered that fossilization of Clathrinida may be difficult.

Opposed to this, the Murrayonida are represented by only a few species with a particular and elaborate organization and without any apparent relationship to the Clathrinida. Similar to other "Pharetronids", the Murrayonida live in extreme ecological conditions where competition is low. Simultaneously, their geographical distribution is quite large. It is known that hypercalcified fossil sponges had a very large distribution and actively participated in the formation of fossil reefs. The Recent Murrayonida, as well as other Recent hypercalcified sponges, are the rare relicts of a large ancient group and thus represent living fossils which have been conserved only in specific and extreme ecological conditions (Vacelet, 1985; Vacelet, in press).

Despite this discrepancy, due to their anatomical and cellular organization, their embryology and their skeleton, all of the Calcinea represent a unique and homogeneous group. The group of apparently "young" Clathrinida cannot have originated directly from complex Murrayonida. It is also difficult to accept the idea of a direct and linear evolution of Murrayonida from the Clathrinidae along the Leucascid-Leucettid line, as proposed by DENDY & ROW (1913), and more recently, as the "Theorie I", by REITNER (1987).

An alternative hypothesis would be the evolution of non-hypercalcified Calcinea (Clathrinida) from the hypercalcified ones (Murrayonida) through the progressive reduction and loss of the rigid basal or reinforced cortical skeleton, as proposed by HARTMAN (1980) and by REITNER (1987) in his "Theorie II". This implies the regressive evolution of all Recent Clathrinida, from the most complex to the simplest forms. Such an extensive regressive evolution in such a large zoological group would be highly unusual, although this has possibly occurred in some parasitic animals. However, Murrayonida probably pass through the olynthus grade of organization in their ontogenesis during the post-larval period. If these morphologically immature stages could have reached sexual maturity, in a phenomenon corresponding to neoteny, a simple olynthus-like species could have recently evolved from ancient sponges with complex structures. This form may have initiated a new evolutionary surge, adapted to Recent ecological conditions.

It seems likely that the Calcinea have undergone successive and independent surges from a common ancestral form during their evolution. Fossil "pharetronids" have developed large populations in earlier geological periods and Recent Murrayonida are relicts of this early surge whose non-hypercalcified stages are lost. Clathrinida represents a relatively recent surge starting from a simple type of organization similar to the Recent *Soleniscus* or *Clathrina*.

In conclution, independent of their mutual relationship, the Clathrinida are a relatively recent group which display a continuous evolution from simple to complex forms, while the Murrayonida are simultaneously the most complex and the most ancient group of the Calcinea, whose evolutionary history has apparently been lost.

Acknowledgements

We are greatly indebted to Miss Shirley STONE from the British Museum of Natural Hisory of London and Professor Claude LÉVI from the Muséum national d'Histoire naturelle de Paris for the loan of type-specimens and collection specimens. We thank Dr Klaus RÜTZLER from the Smithsonian Institution of Washington for providing the micrograph of figure 1 and Chantal BÉZAC for technical assistance.

GENERAL KEY FOR THE GENERA OF CALCINEA

1 — Calcinea with skeleton composed of free triradiates and/or quadriradiates, to which biradiates may be added; no hypercalcified skeleton ..... CLATHRINIDA 2
— Calcinea with skeleton including non-spicular elements or spicule tracts. MURRAYONIDA 16

2 — Sponge body composed of individual, anastomosed or ramified tubes, choanocytes line all the internal cavities of the sponge 3
— Choanocytes do not line all the internal cavities of the sponge 9

3 — No differentiated diverticuli on the external part of the tubes; when a large cormus is formed there is no common cortex covering the whole body 4
— Differentiated diverticuli on the external part of the tubes with particular skeleton. *Levinella*

4 — Choanoderm flat or exceptionally elevated in the form of cones around apical rays of quadriradiates, but never forming true folds 5
— Choanoderm forming folds inside the choanocoel delimiting shallow or deep radial spaces or tubes, supported by apical rays or quadriradiates from the external skeletogenous layer.... ..... *Ascandra*

5 — Sponge body in the form of solitary, sometimes distally ramified tubes, or composed of anastomosed tubes forming a large cormus 6
— Sponge in the form of a large central tube and radially arranged radiate tubes, amply ramified in their distal part and occasionally anastomosed in their proximal part ..... *Dendya*

6 — Sponge in the form of solitary tubes, sometimes terminally ramified, or erected tubes growing from creeping stolon-like tubes ..... *Soleniscus*
— Sponge in the form of anastomosed tubes 7

7 — Sponge cormus with distinct peduncle, solid or formed of normally organized, partially or fully coalescent tubes. Skeleton composed of parasagittal spicules, or of regular spicules to which parasagittal spicules are added, at least in the peduncle ..... *Guancha*
— Sponge cormus without a distinct peduncle 8

8 — Sponge body formed of anastomosed tubes, without a common cortex surrounding the whole cormus ..... *Clathrina*
— Sponge body composed of amply anastomosed tubes covered by a distinct cortex surrounding the whole body. No exhalant aquiferous system; a pseudoatrium may exceptionally be formed through the calyciform growth of the sponge ..... *Ascaltis*

9 — Sponge composed of central, occasionally ramified tubes ornated with distinct external diverticuli having their own skeleton, different from that of the central tube ..... *Burtonulla*
— Sponge with a solid body without external diverticuli 10

10 — Sponge body composed of a network of anastomosed and ramified tubes with a proper skeleton and covered by a thin cortex. Central atrial cavity surrounded by a thin wall. *Leucascus*
— Sponge body solid; when the choanocyte chambers are elongated, they do not have a proper skeleton, but are embedded in the choanosomal skeleton 11

11 — Sponge with a clear distinction between a solid cortex and the choanosome. Choanoskeleton and/or atrial skeleton absent, or, when present, composed of diffuse triradiates and/or quadriradiates much smaller than spicules of the cortical skeleton 12
— Sponge without a clear distinction between the solid cortex and the choanosome supported by a reduced choanoskeleton 15

12 — Sponge with copiously ramified but not anastomosed tubular choanocyte chambers arranged radially around a central atrium; skeleton containing large longitudinal biradiates distributed throughout the body wall ..... *Leucomalthe*
— Sponge with tubular, elongated or spherical choanocyte chambers without large biradiates in the body wall 13

13 — Sponge composed of external wall sustained by large radiate spicules; aquiferous system leuconoid, choanosome devoid of skeleton ..... *Leuclathrina*
— Sponge with elongate and/or spherical choanocyte chambers; in addition to the strong cortical skeleton, smaller spicules present in atrial and/or choanosomal skeleton 14

14 — Sponge body composed of large anastomosed tubes; the wall of each tube consists of a distinct cortex, a choanosome containing elongated choanocyte chambers and a large central atrium. ..... *Leucaltis*

— Sponge body solid, occasionally ramified, but not in the form of anastomosed tubes; aquiferous system containing elongated and/or spherical chambers. Large central atrium always present. ..... *Leucettusa*

15 — Sponge body solid; atrium often reduced to exhalant channels opening directly into osculum. Leuconoid organization with choanosome supported by a regular network of triradiates to which quadriradiates may be added; no distinct subcortical layer of inhalant chambers.... ..... *Leucetta*

— Sponge body solid with large atrium. Leuconoid organization with subcortical system of inhalant cavities supported by a skeleton in part composed of centripetal rays of cortical triradiates. ..... *Pericharax*

16 — Sponge skeleton contains rigid internal calcareous aspicular network ..... *Murrayona*

— Sponge without a rigid calcareous network and with spicular tracts 17

17 — Sponge with tuning-fork spicules in tracts and cortical calcareous plates. *Paramurrayona*

— Sponge with biradiates in tracts and cortical tripods ..... *Lelapiella*

REFERENCES

BIDDER, G., 1898. — The skeleton and the classification of calcareous sponges. *Proc. R. Soc.*, London, **64** : 61-76.

BOROJEVIĆ, R., 1965. — Éponges calcaires des côtes de France. I. — *Amphiute paulini* Hanitsch ; les genres *Amphiute* Hanitsch et *Paraheteropia* n. gen. *Archs Zool. exp. gén.*, **106** : 665-670.

— 1966. — Éponges calcaires des côtes de France. II. — Le genre *Ascandra* Haeckel emend. *Archs Zool. exp. gén.*, **107** (2) : 357-368.

— 1967. — Importance de l'étude de la répartition écologique pour la taxonomie des éponges calcaires. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **15** : 116-119.

— 1968. — Éponges calcaires des côtes de France. IV. — Le genre *Ascaltis* Haeckel emend. *Archs Zool. exp. gén.*, **109** (2) : 193-210.

— 1969. — Étude du développement et de la différenciation cellulaire d'Éponges Calcaires Calcinéennes (Genres *Clathrina* et *Ascandra*). *Annls Emb. Morphogen.*, **2** (1) : 15-36.

— 1970. — Différenciation cellulaire dans l'embryogénèse et la morphogénèse chez les Spongiaires. *In* : Biology of the Porifera, ed. W. G. FRY. *Symp. Zool. Soc.*, London, **25** : 467-490.

— 1971. — Éponges calcaires des côtes du sud-est du Brésil, épibiontes sur *Laminaria brasiliensis* et *Sargassum cymorum*. *Revta bras. Biol.*, **31** (4) : 525-530.

— 1979. — Évolution des Spongiaires Calcarea. *In* : Biologie des Spongiaires, eds C. LÉVI & N. BOURY-ESNAULT. Colloques internationaux CNRS, **291** : 527-530.

BOROJEVIĆ, R., & N. BOURY-ESNAULT, 1986. — Une nouvelle voie d'évolution chez les éponges calcaires Calcinea : description des genres *Burtonulla* n. g. et *Levinella* n. g. *Bull. Mus. natn Hist. nat., Paris*, 4e sér., **8**, A (3) : 443-455.

BOROJEVIĆ, R., & N. BOURY-ESNAULT, 1987. — Calcareous sponges collected by N. O. Thalassa on the continental margin of the Bay of Biscaye : I. — Calcinea. *In* : Taxonomy of Porifera from the NE Atlantic and Mediterranean Sea, J. VACELET & N. BOURY-ESNAULT (eds), NATO Asi Series, G13, 1-27

BOROJEVIĆ, R., W. G. FRY, W. C. JONES, C. LÉVI, R. RASMONT, M. SARÀ & J. VACELET, 1967. — Mise au point actuelle de la terminologie des éponges. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **39** (6) : 1224-1235.

BOROJEVIĆ, R., & S. PEIXINHO, 1976. — Éponges calcaires du nord-nord-est du Brésil. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 402, Zool. 279 : 987-1036.

BOWERBANK, J. S., 1864. — A monograph of the British Spongiadae. Ray Society, 290 p.

BRØNDSTED, H. V., 1931. — Die Kalkschwämme. *Dt. Südpol.-Exped.*, 1901-03, **20** : 1-47.

BURTON, M., 1932. — Sponges. *'Discovery' Rep.*, **7** : 237-392.

— 1963. — A revision of the classification of the Calcareous sponges. British Museum (National History), London, 693 p.

CARTER, H. J., 1885-1886. — Descriptions of Sponges from the neighbourhood of Port Philip Heads, South Australia, *Ann. Mag. nat. Hist.*, **15-18** (5) : 431-441.

DENDY, A., 1891. — A monograph of the Victorian sponges. I. — The organization and classification of the Calcarea Homocoela, with description of the Victorian species. *Trans R. Soc. Vict.*, **3** (1) : 1-81.

— 1892. — Synopsis of the Australian *Calcarea heterocoela*, with a proposed classification of the group and descriptions of some new genera and species. *Proc. R. Soc. Vict.*, **5** : 69-116.

— 1894. — Studies on the comparative anatomy of sponges. VI. — On the anatomy and relationships of *Lelapia australis*, a living representative of the fossil pharetrones. *Q. J. microsc. Sci.*, **36** : 127-142.

— 1913. — Report on the Calcareous sponges collected by the Sealark Expedition in the Indian ocean. *Trans. Linn. Soc. London*, Zool., **16** : 1-29.

DENDY, A., & L. M. FREDERICK, 1924. — On a collection of sponges from the Abrolhos Islands, Western Australia. *Trans. Linn. Soc. Lond.*, Zool., **35** : 477-519.

DENDY, A., & H. ROW, 1913. — The classification and phylogeny of the calcareous sponges, with a reference list of all the described species, systematically arranged. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 704-813.

FLEMING, J., 1828. — A History of British Animals. Edinburgh.

FINKS, R. M., & D. HILL, 1967. — Porifera and Archaeocyatha. *In* : The Fossil Record. A symposium with documentation. Geological Society of London : 333-345.

FINKS, R. W., 1970. — The evolution and ecologic history of sponges during Palaeozoic times. *In* : Biology of the Porifera, ed. W. G. FRY. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **25** : 3-22.

GRAY, J., 1867. — Notes on the arrangement of sponges with the description of some new genera. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 492-558.

HADZI, J., 1917. — Rezultai bioloskih istrazivanja Jadranskoga mora. Porifera. Calcarea I. *Clathrina blanca* (Miklucho-Maclay); grada i razvoj s osobitim obzirom na opès pitanja o spuzvama. *Prirodosl. Istraz. hrv. slov. Potak.*, **9-10** : 1-168.

HAECKEL, E., 1969. — Prodromus eines Systems der Kalkschwämme. *Jena. Z. Naturw.*, **5** : 176-191.

— 1872. — Die Kalkschwämme, eine monographie. Berlin.

HARTMAN, W., 1958. — A re-examination of Bidder's classification of the Calcarea. *Syst. Zool.*, **7** : 97-110.

— 1980. — Calcareous Sponges in Living and fossil sponges. Notes fort a short course. *Sedimenta*, **8** : 169-214.

JAMES, N. P., & C. F. KLAPPA, 1983. — Petrogenesis of early Cambrian reef limestones, Labrador, Canada. *J. sedim. Petrol.*, **53** (4) : 1051-1096.

JENKIN, C. F., 1908. — Porifera. III. Calcarea. *In :* National Antarctic Expedition (Nat. Hist.). London, **4** : 49 p.

JOHNSON, M. F., 1980. — Habitats and habitat preferences of the calcareous sponges *Clathrina coriacea* (Montagu) and *Clathrina blanca* (Miklucho-Maclay) from Santa Carolina Island, California. *Wasmann J. Biol.*, **38** (1-2) : 1-9.

JOHNSTON, G., 1842. — A History of British Sponges and Lithophytes. Edinburgh, London, Dublin, **8** : 264 p.

KEMPEN, T. M. G. VAN, 1978. — Anthaspidellid sponges from the early Paleozoic of Europe and Australia. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **156** (3) : 305-337.

KIRKPATRICK, R., 1910. — On a remarkable Pharetronid sponge from Christmas Island. *Proc. r. Soc.*, London, **83** : 124-133.

MIKLUCHO-MACLAY, N. DE, 1868. — Beiträge zur Kenntniss der Spongien. I. Über *Guancha blanca*, einen neven Kalschwämm. *Jenaische Z.*, **4** : 221-240.

MINCHIN, E. A., 1896. — Note on the larval and post larval development of *Leucosolenia variabilis*, n. sp., with remarks on the development of other Asconidae. *Proc. r. Soc.*, London, **40** : 42-52.

— 1900. — Porifera. *In* : Treatise on Zoology. II. 1-188. Lankester R. (ed.), London : A. et C. Black.

POLÉJAEFF, N., 1883. — Report on the Calcarea dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. *Zool. Chall. Exp.*, **24** : 1-76.

REITNER, J., 1987. — Phylogenie und konvergenzen bei Rezenten und Fossilen Calcarea (Porifera) mit einen Kalkigen Basalskelett (" Inozoa ", " Pharetronida "). *Berl. geowiss. Abh.*, **86** : 87-125.

RISSO, A., 1826. — Histoire naturelle des principales Productions de l'Europe Méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice. **5**, Paris.

SCHMIDT, O., 1862. — Die Spongien des adriatischen Meeres. Leipzig, 88 p.

— 1864. — Supplement des Spongien des Adriatischen Meeres, enthaltend die Histologie und systematische Ergänzungen. Leipzig.

SOLÉ-CAVA, A., M. KLAUTAU, N. BOURY-ESNAULT, R. BOROJEVIĆ & J. P. THORPE. — Genetic evidence for cryptic speciation in allopatric populations od two cosmopolitan species of the calcareous sponge *Clathrina*. *Mar. Biol.* (in press).

TUZET, O., 1947. — L'ovogénèse et la fécondation de l'éponge calcaire *Leucosolenia (Clathrina) coriacea* Montagu et de l'éponge siliceuse *Reniera elegans* Bow. *Archs Zool. exp. gén.*, **85** : 127-148.

VACELET, J., 1964. — Étude monographique de l'éponge calcaire pharétronide de Méditerranée, *Petrobiona massiliana* Vacelet & Lévi. Les Pharétronides actuelles et fossiles. *Recl Trav. Stn. mar. Endoume*, **34** (50) : 1-125.

— 1967. — Descriptions d'éponges Pharétonides actuelles des tunnels obscurs sous-récifaux de Tuléar (Madagascar). *Recl Trav. Stn. mar. Endoume*, suppl. **6** : 37-62.

— 1970. — Les éponges Pharétronides actuelles. *In* : Biology of the Porifera, ed. W. G. FRY. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **25** : 189-204.

— 1977. — Éponges Pharétronides actuelles et Sclérosponges de Polynésie française, de Madagascar et de La Réunion. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 444, Zool. 307 : 345-368.

— 1981. — Éponges hypercalcifiées (« Pharétronides », « Sclérosponges ») des cavités des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e série, **3** A, (2) : 313-351.

— 1985. — Coralline sponges and the evolution of Porifera. *In* : The origins and relationships of lower invertebrates, eds S. CONWAY MORRIS, J. D. GEORGE, R. GIBSON & H. M. PLATT. The systematics Association, special volume **28** : 1-13.

— In press. — Recent Calcarea with a reinforced skeleton (" Pharetronids "). *Proc. int. Symp. fossil & recent Sponges*, Berlin, September, 1988.

WENDT, J., 1980. — Calcareous Sponges. The non-spicular skeleton. *Sedimenta*, **8** : 196-214.

ZIEGLER, B., & S. RIETSCHEL, 1970. — Phylogenetic relationships of fossil calcisponges. *In* : Biology of the Porifera, ed. W. G. FRY. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **25** : 23-40.

ZITTEL, K., 1878. — Studien über fossile Spongien. 3. — Monactinellidae, Tetractinellidae und Calcispongiae. *Abh. K. bayer. Akad.*, **13** : 91-138.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, n° 2 : 277-290.

Claviscopulia furcillata n. sp. et autres Hexactinellida (Porifera) des mers Indonésiennes

par Claude Lévi

Résumé. — Une nouvelle espèce du genre monotypique *Claviscopulia* Schulze partage les caractères des deux genres *Farrea* Bowerbank et *Eurete* Semper. L'espèce du détroit de Makassar a des scopules au lieu des sarules présents dans l'espèce-type. De nouveaux spécimens de *Bolosoma cavum* Ijima et *Hyalonema keianum* Ijima ont été trouvés lors des campagnes CORINDON.

Abstract. — The new species *C. furcillata* of the monotypic genus *Claviscopulia* Schulze shares the characters of both genera *Farrea* Bowerbank and *Eurete* Semper. This species located in Makassar Strait possesses scopules instead of sarules known in the type species. A new diagnosis of *Claviscopulia* is given. New specimens of *Bolosoma cavum* Ijima and *Hyalonema keianum* were collected during the CORINDON cruises.

C. Lévi, *Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins, 57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 5.*

Au cours des missions océanographiques dans les mers indonésiennes, le N/O « Coriolis » (CORINDON II : chef de mission J. Launay) a récolté un lot de Spongiaires parmi lesquels une espèce nouvelle d'Hexactinellida Farreidae, fort originale, qui est l'objet principal de cette note.

HEXASTEROPHORA Schulze

Farreidae Schulze

Genre **CLAVISCOPULIA** Schulze, 1899

Diagnose : Farreidae à clavules produisant un autre type de sceptrule : sarule ou scopule.

Claviscopulia furcillata n. sp.

(Fig. 1 (a-e) et 2; pl. I, 1 et 2)

MATÉRIEL EXAMINÉ : Holotype : MNHN H CL 117. CORINDON II, stn CO CH 290 : 2°37′56 S-118°10′90 E; profondeur 798 m; détroit de Makassar, est de K. Balabalangan.

DESCRIPTION

La forme de l'unique spécimen récolté s'apparente à celle des *Farrea* et notamment de *Farrea occa* Bow., *f. cuspidata* Ijima. De morphologie spiralée, l'éponge mesure 145 mm de

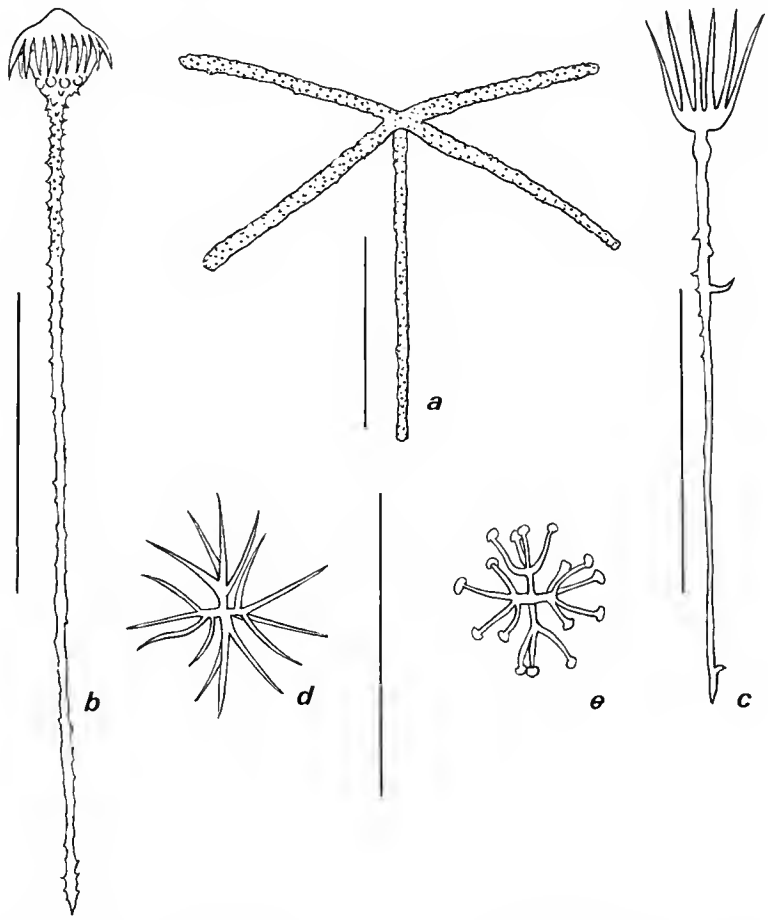


FIG. 1. — Spicules de *Claviscopulia furcillata* n. sp. : a, pentactine hypodermalia; b, clavule; c, scopule; d, oxyhexaster; e, discohexaster. (Échelles = 100 μm.)

FIG. 2. — Squelette principal de *Claviscopulia furcillata* n. sp. (Échelle = 100 μm.)

haut et 75 sur 45 mm de large. La partie tubulaire basale, morte, de couleur grisâtre, est fixée sur le substrat ; elle mesure 35 mm de haut et 18 mm de diamètre ; au-dessus, l'éponge vivante se ramifie et forme quelques tubes latéraux largement évasés, dont la paroi devient veliforme et plissée. Ces expansions latérales foliacées atteignent 20 mm de long. Les ouvertures des cavités exhalantes ont 10-12 mm de diamètre environ. La face interne est limitée par un grillage souple de pentactines épineux ; on y observe de nombreux clavules et hexasters. La face externe à pentactines rugueux semblables à ceux de la face interne contient des scopules et des hexasters.

La charpente dictyonine est très irrégulière ; les mailles triangulaires ou quadrangulaires ont 200-500 μm de diamètre. Les grandes actines sont couvertes d'épines ; leur épaisseur est très variable de 15 à 70 μm. Il existe un très grand nombre de petits hexactines soudés intercalaires dans toutes les régions de l'éponge.

Spicules

— Pentactines hypodermalia, avec des actines couvertes d'épines basses, mesurant 140-180 μm/10 μm.

— Clavules à tige épineuse : 240-320 μm/2-3 μm, avec ombrelle dentelée à 24 dents environ. La face interne de l'ombrelle porte aussi quelques épines. Elle mesure 10 μm de long, 30 μm de diamètre et son bulbe mesure 10 μm.

— Scopules à tige épineuse mesurant 200-280 μm; l'extrémité, qui mesure 30 μm, se subdivise en environ 12 dents pointues. Ces dents forment une couronne irrégulière à partir de l'extrémité du spicule, élargie en plateau.

— Oxyhexasters : 50-55 μm de diamètre.

— Discohexasters : 50-60 μm de diamètre.

REMARQUES

Cette éponge est particulièrement intéressante, car elle produit simultanément des clavules et des scopules, respectivement caractéristiques des Farreidae et des Euretidae, deux familles classiques d'Hexactinosa établies par SCHULZE (1887). Or, en 1899, SCHULZE a créé le genre *Claviscopulia* pour une éponge récoltée par le « Blake » près de l'île St. Vincent en Atlantique tropical, par 161 m de profondeur. Le genre n'est pas défini mais l'espèce-type, *C. intermedia* Schulze, est caractérisée par la présence de clavules et de pseudoscopules ou sarules. Ces spicules en forme de balai ont une tige enflée en cône distal d'où s'élèvent 6 à 10 dents pointues de 10 à 24 μm de long, réparties sur toute la surface. Ces dents n'ont pas de canal axial et on peut voir une croix axiale vers le tiers supérieur du cône distal. Chez *C. intermedia* Schulze, considérée par TOPSENT (1928) comme identique à *Farrea facunda* Schmidt récoltée entre Floride et Cuba par 233 et 820 m de profondeur, les clavules externes ont une ombrelle et les clavules internes ont 4 dents séparées, en forme d'ancre. L'existence de deux types de clavules rend donc cette espèce très proche des *Farrea*.

Les pseudoscopules de *C. intermedia*, à renflement terminal d'où partent de longues épines ont été classés dans la catégorie des sarules (TOPSENT, 1904). IJIMA (1926 : 124-127) a longuement discuté des relations de ces divers types de spicules. Il considère que les véritables scopules sont absents chez les Farreidae. Chez *C. furcillata*, les scopules sont très différents des sarules de *C. intermedia*. Ils se distinguent aussi des scopules typiques qui portent généralement 4 dents ou épines terminales à portion distale, soit effilée, soit enflée. Les dents forment ici une sorte d'armature de panier ; on en compte une douzaine à base recourbée autour de l'extrémité bulbaire aplatie de la tige.

Dans divers genres d'Hexactinellida, les scopules ont un nombre de dents inférieur ou supérieur à 4, parfois 6 ou 8. Il est très difficile d'observer l'extrémité du canal axial et d'homologuer en toute certitude ces spicules de *C. furcillata* aux scopules typiques des Scopularia Schulze. Si cette homologie était prouvée, il ne serait plus possible d'opposer les Clavularia aux Scopularia. Plusieurs auteurs, notamment DE LAUBENFELS (1955) ont regroupé déjà les Euretidae et les Farreidae. La présence de vrais clavules rapproche *C. furcillata* n. sp. des Farreidae; elle n'a cependant pas de clavules en ancres. Ses scopules semblent

intermédiaires entre les sarules de *C. intermedia* et les scopules des diverses Scopularia. J'élargirai donc provisoirement la définition du genre *Claviscopulia* Schulze en y incluant les Hexactinosa à clavules produisant un autre type de sceptrule (au sens d'Ijima) : sarule ou scopule.

Euplectellidae Gray

Genre **BOLOSOMA** Schulze, 1904

[= *Placodictyum* Ijima, 1903]

Diagnose : Euplectellidae à pédoncule solide, avec une face inhalante couverte par un maillage spiculaire rectangulaire; avec codonhexasters.

Bolosoma cavum Ijima, 1926

(Fig. 3; pl. II, 1)

Matériel examiné : MNCN H CL 71. CORINDON II, Stn CO CH 290 : 2°37′56 S-118°10′90 E; profondeur 798 m; détroit de Makassar.

Description

Grande éponge pédonculée, en forme de champignon. Le pédoncule qui s'étale en lame fine mais ferme sur le support mesure 19 cm de long et 15 à 30 mm de diamètre. Il est solide et très ferme; il se subdivise à la base de la partie distale en épais faisceaux de diactines. La partie distale est très molle et mesure 170 sur 200 mm de diamètre; son épaisseur est difficile à évaluer; elle est d'environ 10 à 30 mm. Le squelette du pédoncule est formé de diactines parallèles unis par des synapticules. Le squelette principal de l'éponge se compose des mêmes diactines groupés en faisceaux sinueux de 150 à 250 µm d'épaisseur.

Une des faces de la partie distale est plissée et couverte d'un fin grillage spiculaire composé d'hexactines, dont la maille a la longueur des rayons paratangentiels, soit environ 175-200 µm. Dans la masse de l'éponge, d'autres hexactines sont plus ou moins groupés en treillis entre les faisceaux de diactines.

Spicules

— Diactines : 1 à 6 mm/15 µm environ.

— Hexactines à actines rugueuses : 4 longues et 2 courtes claviformes; actines : 120-200 µm.

— Hexactines à 4 actines paratangentielles de 150-175 µm, une actine proximale de 300 µm environ et 1 actine distale claviforme de 50 µm.

— Hexactines à 6 actines de longueur équivalente de 150 µm, formant les treillis intercalaires.

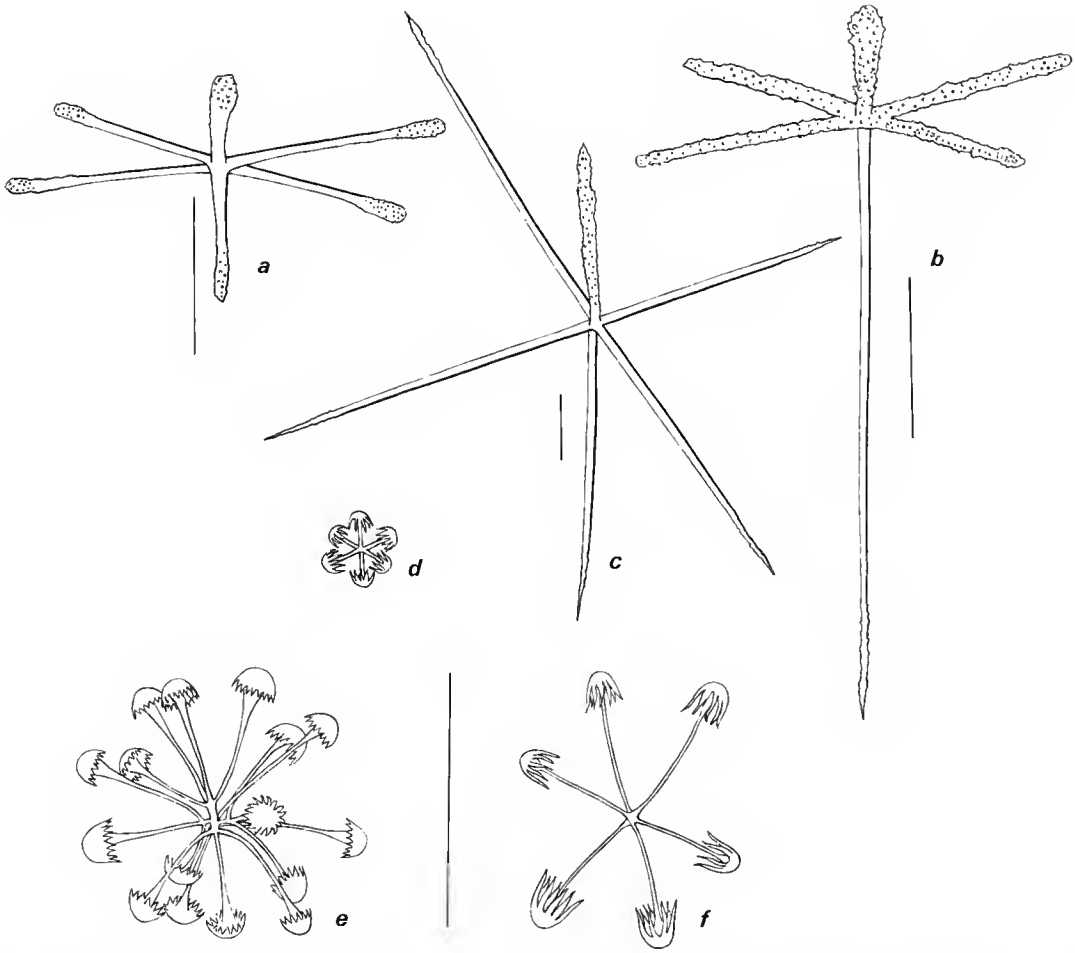


FIG. 3. — Spicules de *Bolosoma cavum* Ijima : a, b, c, hexactines ; d, e, discohexasters ; f, codonhexaster. (Échelles = 100 μm.)

— Codonhexasters à 6 actines : diamètre : 90-110 μm ; les ombrelles mesurent 12-15 μm de long et 12 μm de diamètre.
— Discohexasters à 6 actines : 20-35 μm de diamètre.
— Discohexasters à 6 actines et ombrelles courtes : diamètre : 50-65 μm.
— Discohexasters à 18 actines : 75-120 μm de diamètre ; sphériques.

REMARQUES

Cette éponge a une morphologie comparable à celle de *Placosoma paradictyum* Ijima. Ces deux éponges à grand pédoncule solide ont une face couverte d'un treillis spiculaire

d'hexactines; l'autre face sans treillis montre les faisceaux sinueux de diactines. Elles appartiennent évidemment au même genre; mais IJIMA (1926) a décrit en outre *Bolosoma cavum* d'après deux éponges des eaux indonésiennes. Il s'agit de spécimens incomplets où IJIMA a cependant observé les divers types de microsclères. Il semblerait possible de distinguer *B. paradictyum* et *B. cavum* par leurs microsclères. Les grands discohexasters sphériques sont nettement plus grands chez *B. paradictyum* et le nombre de leurs actines est plus élevé : 30 à 72; cependant IJIMA indique la présence de spicules semblables, plus petits, à nombre d'actines plus réduit, mesurant 55 à 150 µm de diamètre.

La grande diversité de taille des divers types d'hexasters dans le petit nombre de spécimens actuellement connus incite à la prudence taxonomique. Toutefois l'éponge du détroit de Makassar a des microsclères relativement rares. Les discohexasters sphériques et les codonhexasters ont des diamètres assez constants, qui correspondent à ceux de *B. cavum*.

DISTRIBUTION : 2°24'5 S-129°38'5 E; 1633 m; 10°48'6 S-123°23'1 E; 918 m.

AMPHIDISCOPHORA

HYALONEMATIDAE Gray

Genre **HYALONEMA** Gray, 1832

DIAGNOSE : Hyalonematidae, à touffe spiculaire basale et sans prostalia.

Hyalonema keianum Ijima, 1926
(Fig. 4 (a-k) et 5; pl. II, 2)

MATÉRIEL EXAMINÉ : Un spécimen, MNHN H CL 64. CORINDON II. Stn COP III 2, 15.04 1981; 3°01' S-128°10' E; profondeur 375-500 m; baie de Piru, mer de Ceram.

DESCRIPTION

Portée par un faisceau basal de 300 mm de long et 10 mm d'épaisseur, l'éponge est tronconique et son plateau distal est légèrement soulevé au centre par l'axe spiculaire; il mesure 80 sur 60 mm. Le crible apical est composé de mailles tri- et quadrangulaires d'1 à 2 mm de diamètre. Il est bordé par une fine collerette de 3-4 mm de large, un peu relevée. Toute la surface de l'éponge est couverte par un fin maillage de 2-3 mm.

Spicules

— Diactines en faisceaux : 1 à 3 mm.
— Diactines géants ou tignules : jusqu'à 9 mm/100-500 µm.
— Uncinètes : 700/1700 µm/5-10 µm.

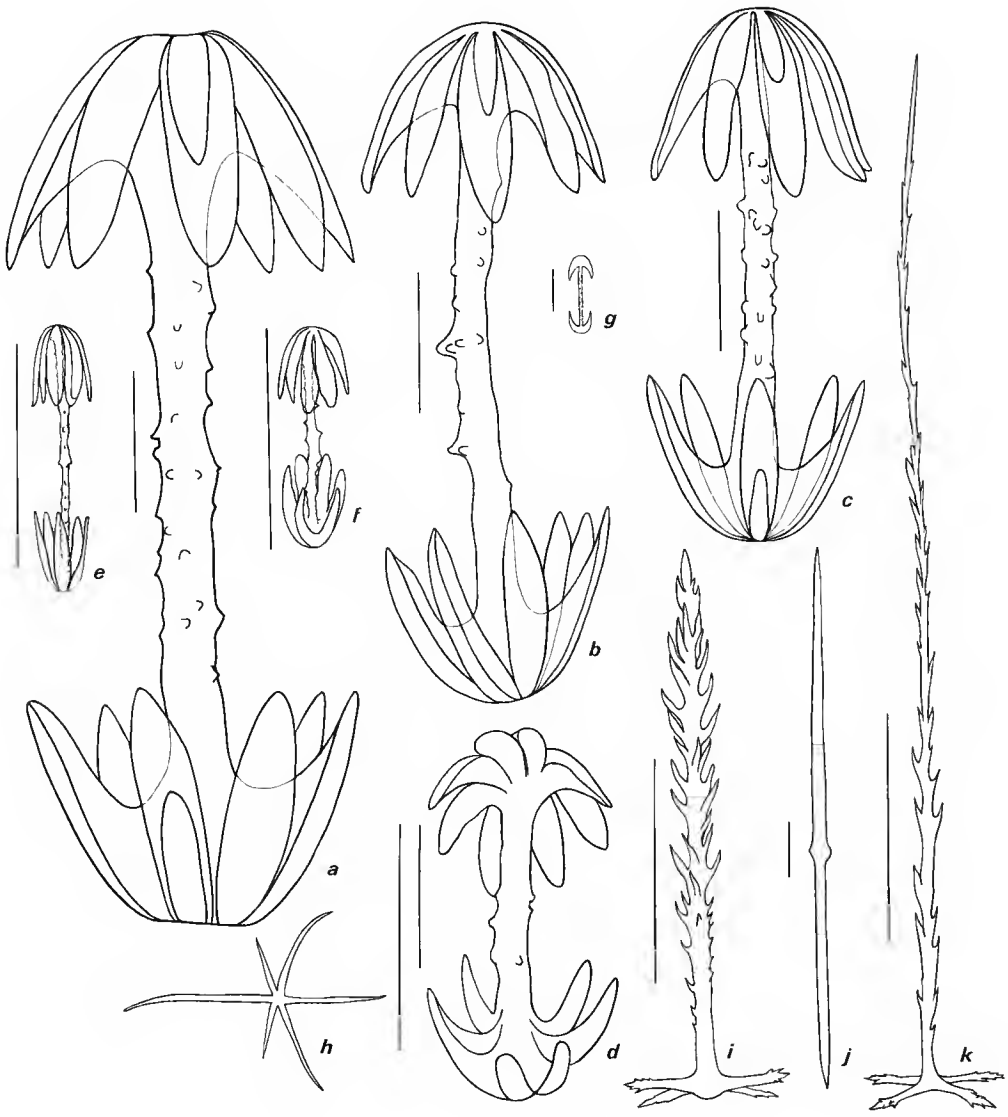


FIG. 4. — Spicules de *Hyalonema keianum* Ijima : a, b, c, d, macramphidisques; e, f, mésamphidisques; g, micramphidisque; h, microxyhexactine; i, k, pinnules; j, diactine. (Toutes les échelles = 100 μm, sauf g = 10 μm.)

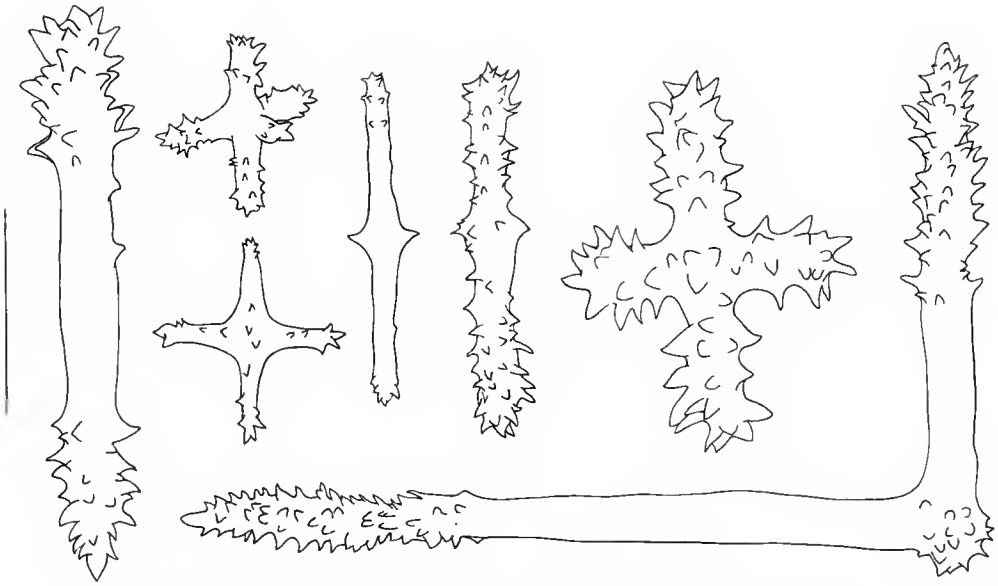


FIG. 5. — *Hyalonema keianum* Ijima : acanthophores. (Échelle = 100 µm.)

— Pinnules externes avec actine distale : 370-500 µm ; les plus longues flagelliformes comme chez les *Leptonema*. Actines basales de 40 µm.

— Microhexactines rares ; actines à pointe courbe, presque lisses : 50-70 µm.

— Macramphidisques : 370-450 µm de long. Les ombrelles mesurent 150 à 200 µm de long et 160-170 µm de large.

— Mésamphidisques : 100-140 µm de long ; ombrelles de 40-55 µm de long et 23-30 µm de large.

— Micramphidisques : 15-25 µm.

— Acanthophores diactines : 220-660 µm/20-40 µm et tetractines à actines de 60-80 µm/30-50 µm.

Ce beau spécimen semblable au type s'en différencie légèrement par la disposition très régulière des mailles du crible, qui ne sont pas groupées en plages.

En ce qui concerne la spiculation, ce spécimen contient des mésamphidisques peu nombreux et des microhexactines rares.

DISTRIBUTION : 5°40′ S-126°26′ E : 310 m.

PHERONEMATIDAE

Genre **PHERONEMA** Leidy, 1868

DIAGNOSE : Pheronematidae ayant une grande cavité exhalante, cloacale, apicale, couverte ou non par une membrane spiculaire criblée.

Pheronema sp.

(Fig. 6 (a-n); pl. I, 3, 4)

Matériel examiné : MNHN H CL 106 : quatre spécimens, probablement morts et roulés sur le fond ; deux sont complets ; CORINDON II, Stn 208 : 0°14′42 S-117°51′71 E, profondeur : 150 m ; E. Kalimantan.

Description

Ce sont des éponges massives cylindroconiques ou cylindriques mesurant 35/30/50 mm et 30/25/47 mm. Le premier spécimen a un oscule apical de 9 mm de diamètre ; l'autre a un oscule apical de 2 mm seulement. La surface est égale ; elle est traversée par des spicules pleuralia généralement isolés atteignant 2 à 3 cm de long. Les basalia affleurent la surface inférieure sans être saillants. En coupe longitudinale on observe une cavité cloacale peu profonde où s'ouvrent des canaux obliques à longitudinaux. Des paquets de pleuralia sont concentrés dans la partie axiale de la base de l'éponge.

Spicules

— Pentactines à actines lisses inégales ; une actine impaire longue atteignant 5 mm/20-150 µm ; 4 actines paires et courtes : 700-1000 µm.

— Pleuralia uncinètes de 20-30 mm de long ; autres uncinètes saillants atteignant 1700 µm environ.

— Uncinètes internes très nombreux, assez épais : 440-850 µm/10-20 µm ; d'autres mesurent 160-170 µm/4 µm.

— Pinnules pentactines à actine distale courte et épaisse : 60-90 µm/25-40 µm ; actines basales de 50-60 µm.

— Pinnules hexactines très rares semblables aux précédents.

— Microhexactines très abondants à actines épineuses de 130 à 250 µm.

— Amphidisques très rares à tige épineuse : 150 µm/60 µm.

— Amphidisques à ombrelles presque jointives : 55/20 µm à 140/50 µm.

— Basalia barbelés à cladome terminal de 200-220 µm.

Remarques

Les *Pheronema* indopacifiques à cloaque apical et sans plaque criblée sont les suivants : *P. giganteum* Schulze, *P. pilosum* Lévi, *P. echinatum* Ijima, *P. ijimai* Okada, *P. pepo* Ijima et Okada, *P. carpenteri* Thomson. Dans l'Atlantique on a trouvé à l'est : *P. grayi* S. Kent et *P. carpenteri* Thomson.

L'état des spécimens de la collection ne permet pas leur identification spécifique. Notons seulement l'abondance de petits uncinètes internes à fortes épines et celle de microhexactines à actines épineuses, abondance qu'on observe chez *P. carpenteri* et surtout chez *P. giganteum*.

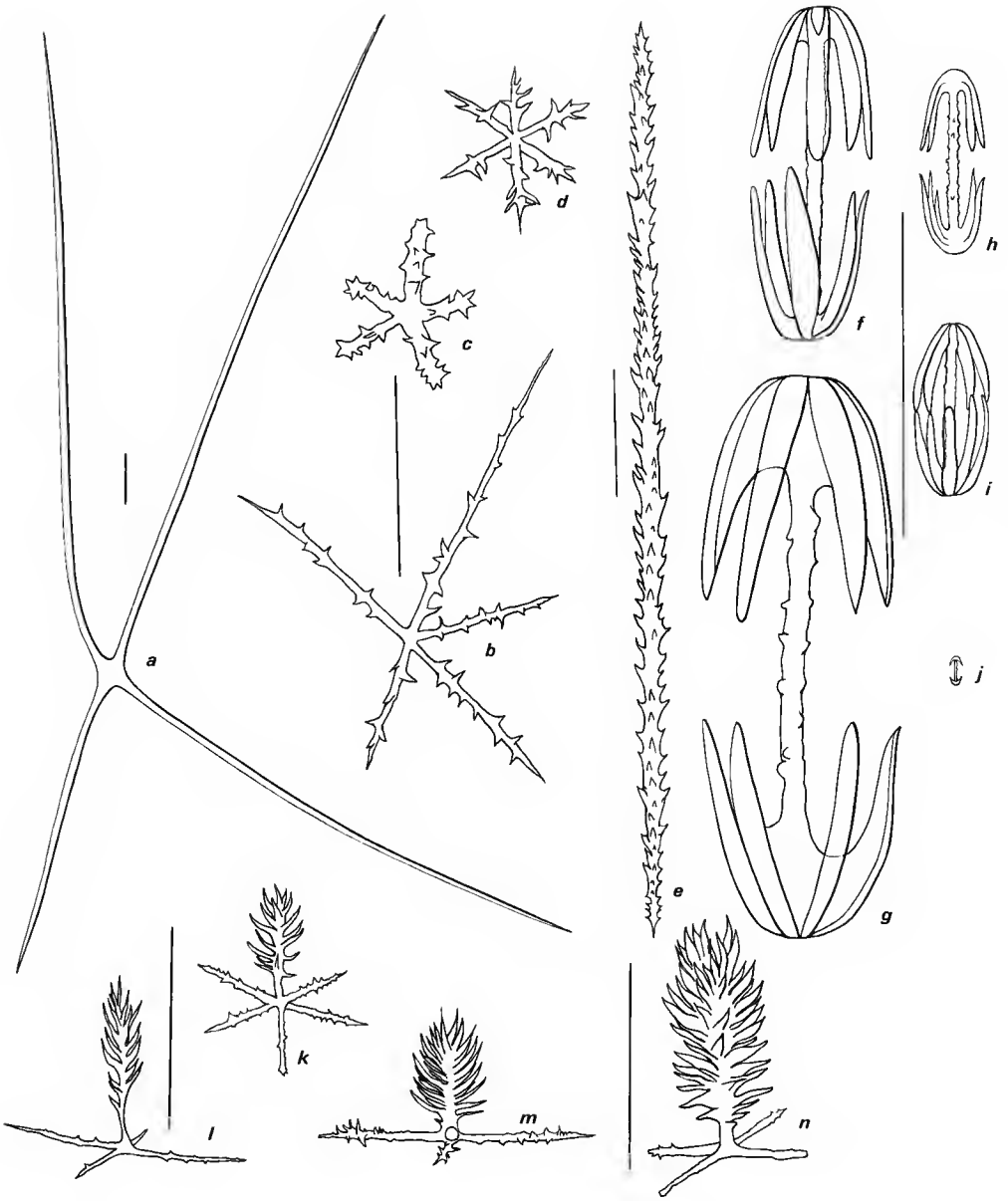


FIG. 6. — Spicules de *Pheronema* sp. : a, pentactine; b, c, d, microhexactines épineux; e, uncinète; f, g, h, i, amphidisques; j, micramphidisque; k, pinnule hexactine; l, m, n, pinnules pentactines. (Échelles = 100 μm.)

Chez *P. giganteum*, IJIMA et OKADA (1938) ont noté l'absence de macramphidisques et la présence de très petits mésamphidisques à ombrelles jointives.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

IJIMA, I., 1903. — Studies on the Hexactinellida. Contribution III, (Placosoma, a new Euplectellid, Leucopsacidae and Caulophacidae). *J. Coll. Sci. imp. Univ. Tokyo,* **18** (1) : 1-124, pl. I, II.

— 1926. — The Hexactinellida of the Siboga Expedition. *Siboga Exped.,* **6** : 383 p.

IJIMA, I., et Y. OKADA, 1938. — Studies on the Hexactinellida. Contribution V. *J. Fac. Sci. Tokyo Univ.,* Sect. IV, Zool., **4** (4) : 413-429, pl. 1-9.

LAUBENFELS, M. W. DE, 1955. — Porifera. *In* : Treatise on Invertebrate Paleontology. Moore éd. : E, 21-122.

SCHMIDT, O., 1870. — Grundzüge einer Spongienfauna des atlantischen Gebietes. Leipzig.

SCHULZE, F. E., 1887. — Hexactinellida. « Challenger » Report XXI.

— 1899. — Amerikanische Hexactinelliden nach dem Materiale der Albatross Expedition. Text u. Atlas, Jena, 126 p., 19 pl.

— 1904. — Hexactinellida. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. 'Valdivia',* **4** : 305.

TOPSENT, E., 1904. — Spongiaires des Açores. *Résult. Camp. scient. Prince Albert I Monaco,* **25** : 280 p.

— 1928. — Spongiaires de l'Atlantique et de la Méditerranée. *Résult. Camp. scient. Prince Albert I Monaco,* **74** : 376 p.

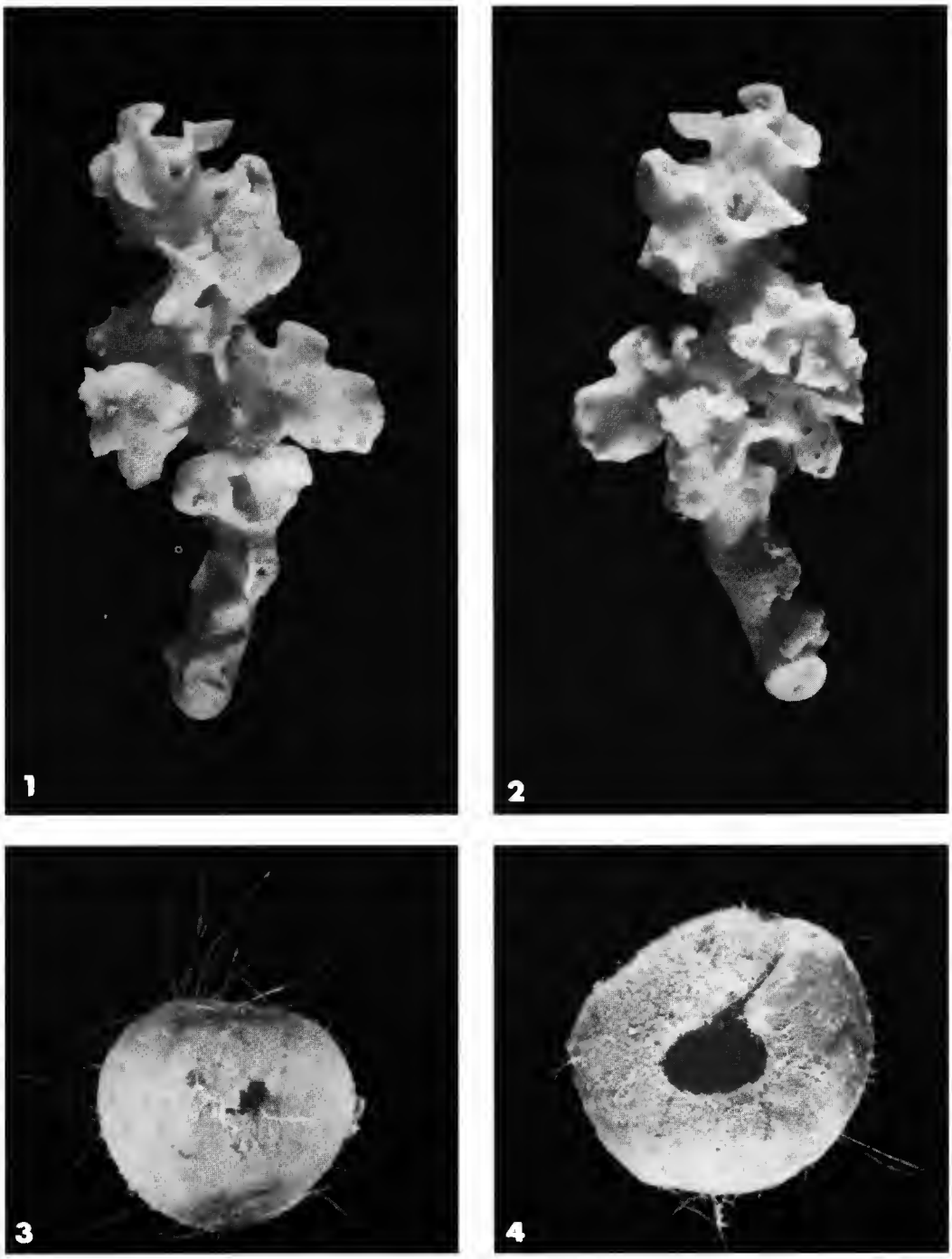


PLANCHE I. — 1 et 2, *Claviscopulia furcillata* n. sp. (× 0,64); 3 et 4, *Pheronema* sp. (× 1,5).

PLANCHE II. — 1, *Bolosoma cavum* Ijima (× 0,53); 2, *Hyalonema keianum* Ijima (× 0,43).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, n° 2 : 291-311.

A gravel beach shelled micro-gastropod assemblage from Ceuta, Strait of Gibraltar, with the description of a new truncatelloidean genus

by Winston F. Ponder

Abstract. — An interstitial shelled gastropod assemblage from an intertidal gravel beach at Ceuta, southern Strait of Gibraltar, is described. Apart from a juvenile trochid (*Gibbula racketti*), the fauna of minute gastropods is dominated by six species forming three morphologically similar species pairs. There are two species of Skeneidae and Caecidae, together with two species previously included in the rissoid genus *Peringiella*. Each species pair is convergent in shell morphology, the *Peringiella*-like species are shown to belong in different families. One, *P. elegans*, is a rissoid but the other, *P. epidaurica*, is shown to be a new genus, *Botryphallus*, which is provisionally included in the Hydrobiidae (Littoridininae). The vertical distribution of this fauna on the beach is briefly described.

Résumé. — L'auteur décrit une faunule interstitielle de gastéropodes testacés d'une plage de graviers intertidale à Ceuta, sur la rive africaine du détroit de Gibraltar. A part de jeunes Trochidae (*Gibbula racketti*), cette faune de microgastéropodes est dominée par 6 espèces constituant trois paires d'espèces morphologiquement proches : deux Skeneidae, deux Caecidae, et deux espèces jusqu'ici classées dans le genre *Peringiella* (Rissoidae). Les espèces de chaque paire convergent pour la morphologie de la coquille, et il est montré que les espèces à coquille de type *Peringiella* appartiennent à des familles différentes. L'une, *P. elegans*, est bien un Rissoidae, tandis que pour *P. epidaurica* est créé le nouveau genre *Botryphallus*, classé provisoirement dans les Hydrobiidae Littoridininae. La microdistribution verticale de cette faunule est sommairement décrite.

W. F. Ponder, *Division of Invertebrate Zoology, Australian Museum, 6-8 College Street, Sydney, NSW, 2000, Australia.*

Introduction

During a workshop in 1986 at Ceuta, on the north African side of the Strait of Gibraltar (see fig. 1 for location), a gravel beach interstitial molluscan fauna was revealed during general collecting. As there are few records of such a fauna on gravel shores an attempt was made, in the one tide available to do the work, to crudely quantify its intertidal distribution. The general topography and sediments on the beach chosen for this more detailed work are shown in figure 2. In addition the opportunity is taken to revise the taxonomic position of three of the animals dominating this assemblage.

Methods

Material was collected along two transects at Sarchal Bay, Ceuta (figs 1, 2 and table 1) on the same day (13.5.1986) in the main part of the beach. The profile of the shore at each

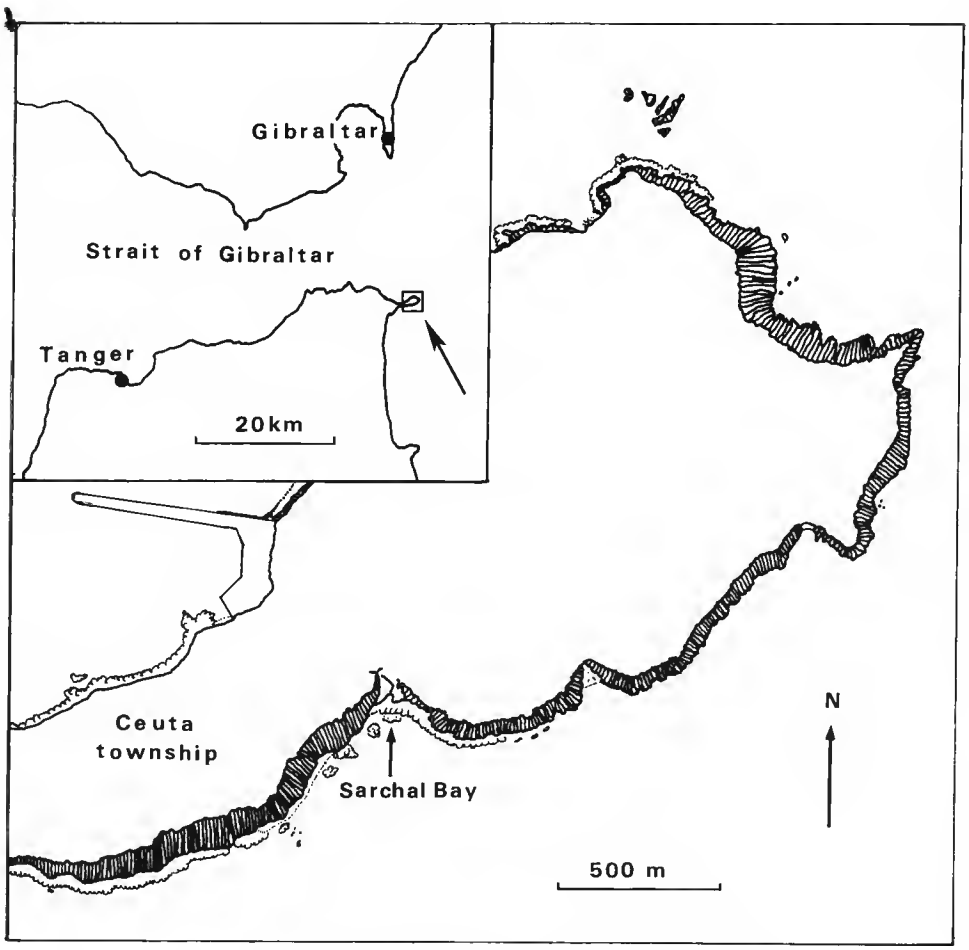


FIG. 1. — Map of Ceuta showing the location of Sarchal Bay.

transect was sketched and the general topography and gross aspects of the sediment noted. Distances between samples (stations) were estimated by pacing and, although these distances are given in metres below they are to be taken as only approximate indications.

The two transects were approximately 15 m apart and the horizontal distance between low tide spring (LTS) and high tide spring (HTS) was estimated to be about 14 m. The distance from high tide spring (the top of the beach slope) to the base of the cliffs was about 9-10 m. The main slope of the middle and upper shore was estimated to be about 1.3-1.4 m. The approximate distances down the slope from HTS for each sample site were as follows (see table 1 for other details) : − 1, 0 m, 2, 2.5 m, 3, 6.5 m, 4, 7.8 m, 5, 9.5 m 6, 14 m. The equivalent stations on the two transects were also at approximately the same vertical height on the shore. The main difference between the two transects was that the gravel in transect 2 was more

FIG. 2. — A-F. Sarchal Bay, Ceuta : A, general view of the beach; B, the area where the transects were made; C, the supralittoral part of the beach (from high tide spring); D, high tide spring and the steep slope immediately below — the preferred habitat of *Botryphallus epidauricus* (Brusina); E, F, the lower shore (at about low tide neap).

stable, especially in the upper part of the shore and there were more and larger blocks of rock, although rock outcrops also occurred on transect 1 (table 1).

Sufficient gravel was dug by hand from each station to fill a four litre (.004 m^3) plastic container. In the upper parts of the beach the dry top layer was removed, and the damp gravel below was sampled down to a maximum depth of approx. 15 cms. A lower sandy layer was present in some of the stations and this was regarded as the maximum depth when present (i.e. the sand was not collected). Material from the two lowest stations on each transect, and the third lowest on transect 1, was collected under water so that some washing must have occurred, causing some reduction in the numbers of animals in those samples. The gravel was then washed in a bucket of seawater through a sieve with 2 mm mesh. The residue passing through the sieve was preserved in 10 % seawater formalin and later sorted and individuals counted. Replicate samples were not obtained at each station because of time constraints. Because of the lack of replicates, and because of the problems with washing as the lowest samples were collected, the numbers obtained cannot be treated as a valid quantitative estimates and consequently are not listed as such. The numbers obtained are, however, outlined to provide a general picture of abundance and distribution.

Living specimens of the two *Peringiella* species were examined. They were also dissected after fixation in 10 % seawater formalin. Four to five Bouins fixed specimens of these two species were sectioned at 4 and 6 μm after embedding in paraplast and were stained with Mallory's triple stain and Ehrlich's haematoxylin and eosin.

The bulk of the material used in this study is housed in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN) and voucher specimens have been lodged in the Australian Museum, Sydney (AMS).

TABLE 1. — A brief description of the stations on the two transects. HTS — high tide spring; LTN — low tide neap; LTS — low tide spring.

Transect 1

1 — Coarse to medium gravel, very few small cobbles, near top of upper beach slope. Near small rock. Very low stability. No shade (equivalent to HTS).

2 — Gravel with about 40 % cobbles, near base of upper beach slope. Near small rock which provides some shade.

3 — Similar to last but lower, with *Melaraphe neritoides, Siphonaria* and *Patella* common on rocks at this level. Some shade amongst rocks.

4 — Coarse + fine gravel with about 40 % cobbles amongst boulders at base of beach slope, at upper edge of boulders covered with green algae. Approx. low neap tide level (LTN). Sample collected in water.

5 — Gravel, in middle of green algae-covered boulder area taken in c. 15-20 cm water depth at LTN.

6 — As last but further out and at about 25-35 cm water depth at LTN (approx. equal to LTS level).

Transect 2

1 — Gravel with about 20 % small cobbles and some coarse sand just below upper edge of beach slope. At upper side of large rock in wide crevice between two rocks. Little stability. Very little shade (equivalent to HTS).

2 — About equal amounts of gravel and cobbles, little coarse sand. In and near crevice between two large rocks. Moderate stability. Some shade.

3 — Cobbles (about 40 %), gravel and coarse sand. On edge of large rock. Some shade. Little stability.

4 — Gravel and coarse sand with large cobbles amongst large rocks. Medium stability. Approx. equal to LTN. Just below upper edge of green algal zone at base of beach slope. Sample collected in water.

5 — No equivalent sample taken.

6 — Rust-coloured gravel beneath and between boulders in about 25-35 cm water depth at c. LTN (approx. equal to about LTS).

RESULTS

I — THE FAUNA

In this section the dominant elements of the fauna are listed and discussed. The following species occurred in low numbers (< 5 in any sample) and will not be discussed further : *Scissurella* sp., *Tricolia* sp., *Nodulus contortus* (Jeffreys, 1856), *Pisinna punctulum* (Philippi, 1836), *Rissoella* sp., and *Lasaea rubra* (Montagu, 1803).

The taxonomy of most of the species listed below generally follows that of Van Aartsen *et al.* (1984).

Family Skeneidae

Two species of Skeneidae were abundant and were identified by S. Gofas. These names are used somewhat tentatively given the state of the taxonomy of this group. I have illustrated the shells (including the protoconch), opercula and radulae to facilitate future recognition.

Skenea serpuloides (Montagu, 1808)
(Figs 3F-I, 4D-F)

Adult shells of this species range from about 1.1 to 1.25 mm in diameter and 0.6-0.7 mm in height. The radula (fig. 4E, F) and operculum (fig. 4D) is illustrated for comparison with the next species. The radula has four lateral teeth, the inner three bearing sharp cusps the outermost with a single weak cusp. The central teeth have a few (usually 3) weak cusps.

Dikoleps pruinosa (Chaster, 1896)
(Figs 3A-E, 4A-C)

Adult shells (fig. 3A-D) range from about 0.9 to 1.0 mm in diameter and 0.6-0.8 mm in height. They differ from the first species in having a thinner, more globose shell, a sinuate outer lip (also reflected in the sharp axial growth lines — see especially fig. 3C), fewer coils in the operculum (fig. 4A) and the radula (fig. 4B, C) has four non-cuspate lateral teeth, the outermost similar in form to that of *S. serpuloides*. The differences in the radula were the basis for the generic separation of this group of species from *Skenea* (Höisaeter, 1968). Specimens of

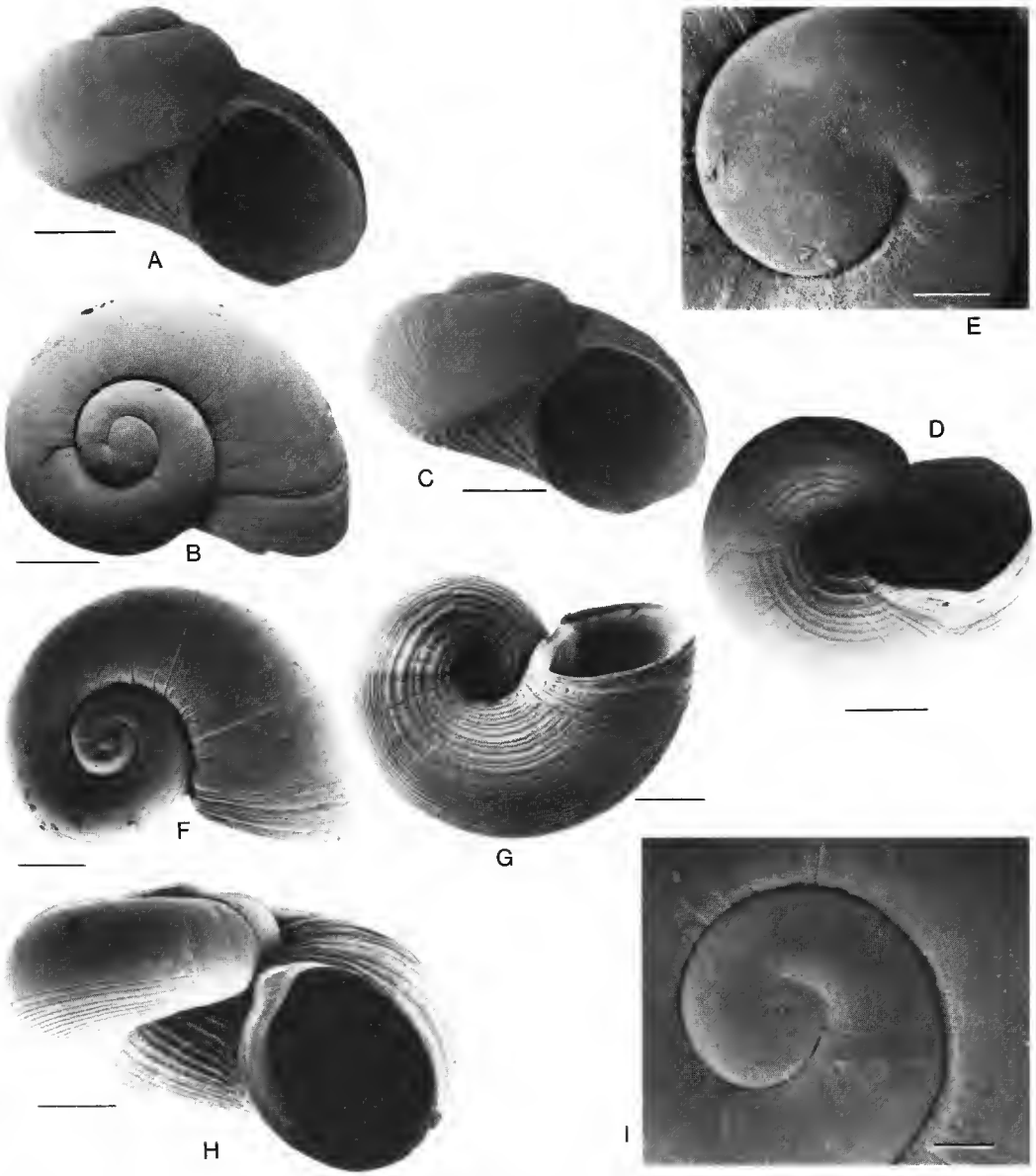


FIG. 3. — Shells of Skeneidae : A-E, *Dikoleps pruinosa* (Chaster) ; E, protoconch. F-I, *Skenea serpuloides* (Montagu) ; I, protoconch.
Scales : A-D, F-H = 0.25 mm ; E, I = 50 μm.

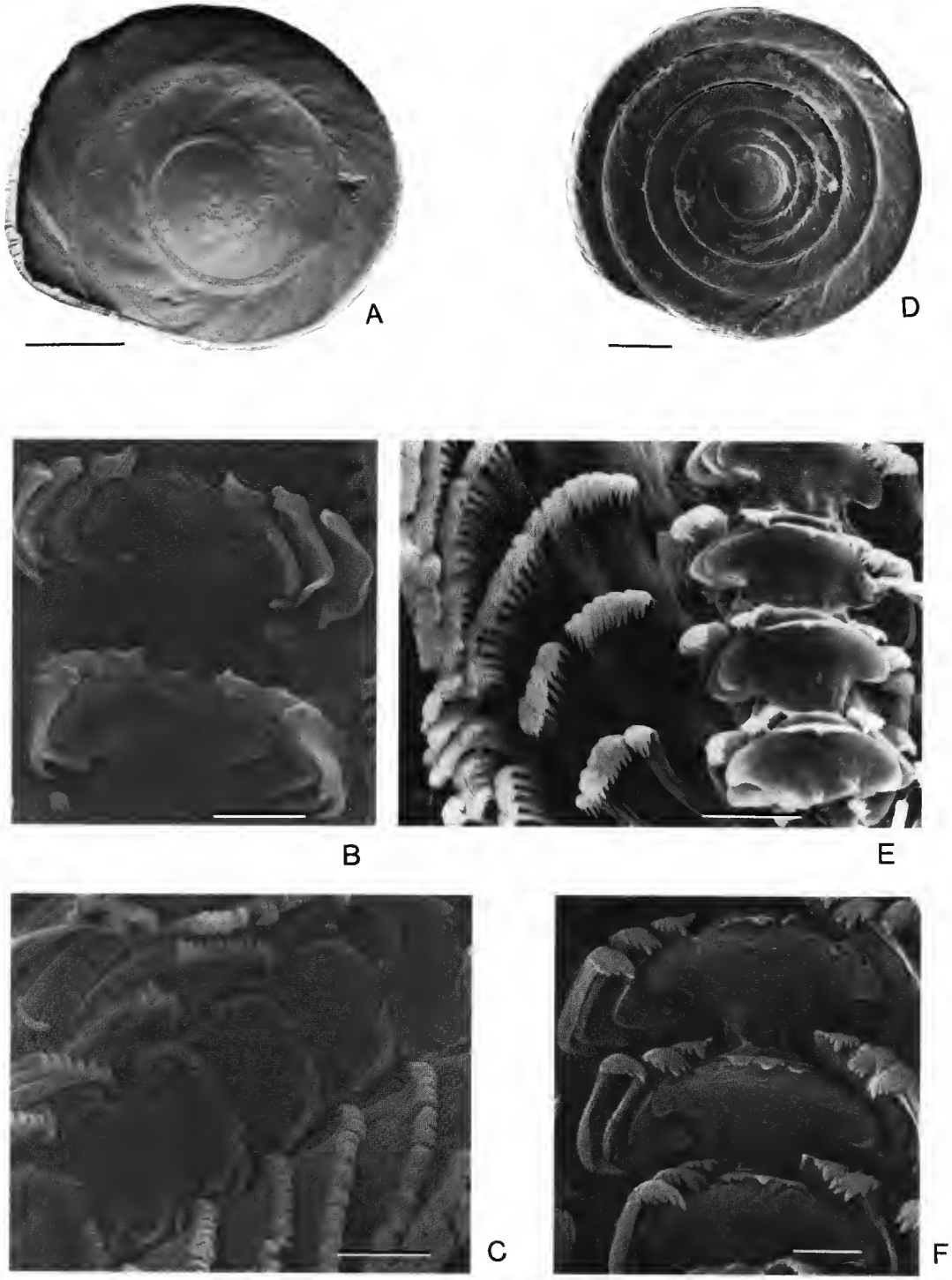


FIG. 4. — Opercula and radulae of Skeneidae : A-C, *Dikoleps pruinosa* (Chaster) : A, operculum ; B, C, radula, B, detail of central and lateral teeth. D-F, *Skenea serpuloides* (Montagu) : D, operculum ; E, F, radula, F, detail of central and lateral teeth.

Scales : A-D = 0.1 mm ; B, F = 5 μm ; C, E = 10 μm.

this species vary in the strength of the axial growth lines (compare fig. 3A and C). *Dikoleps nitens* (Philippi, 1844) is, perhaps, a smooth form of this species.

Family Trochidae

Gibbula racketti (Payraudeau, 1826)

Juvenile (< 2 mm in diam.) of this species were surprisingly abundant in the gravel and are presumably a seasonal phenomenon. Such a habitat for juveniles of this species is somewhat unexpected.

Family Caecidae

The classification of Mediterranean Caecidae has been reviewed by Van Aartsen (1977) and Panetta (1980).

Caecum incomptum Monterosato, 1884
(Fig 5G, H)

This taxon is regarded as a variety of *C. auriculatum* Folin, 1868 by Van Aartsen (1977) and Van Aartsen *et al.* (1984) and a synonym of that species by Panetta (1980). The specimens collected in this study are all the taxon referred to the *C. incomptum* "form" by Van Aartsen (1977), showing the characteristic dome-shaped septum and lacking any axial rings or apertural swelling. There seems to be justification for recognition of this taxon as a separate species whose relationships appear to be with *C. glabrum* (Montagu, 1803) rather than with *C. auriculatum*, given the shape of the septum and the lack of an apertural ring. Van Aartsen (1977) did not examine type material and, as far as I can determine, type material has not been figured. As the name *incomptum* has been used for this taxon I continue to use the name, although its validity needs to be confirmed.

Caecum incomptum is very abundant in the intertidal gravel habitat and can be distinguished from the next species by the evenly rounded septum. Shells of this species reach about 1.6 mm in length.

Caecum clarkii Carpenter, 1858
(Fig. 5I, J)

This species has an oblique, pointed septum but otherwise closely resembles the last species. Adult shells reach about 2.1 mm in length and there is a faint longitudinal (i.e. spiral) sculpture on the shell.

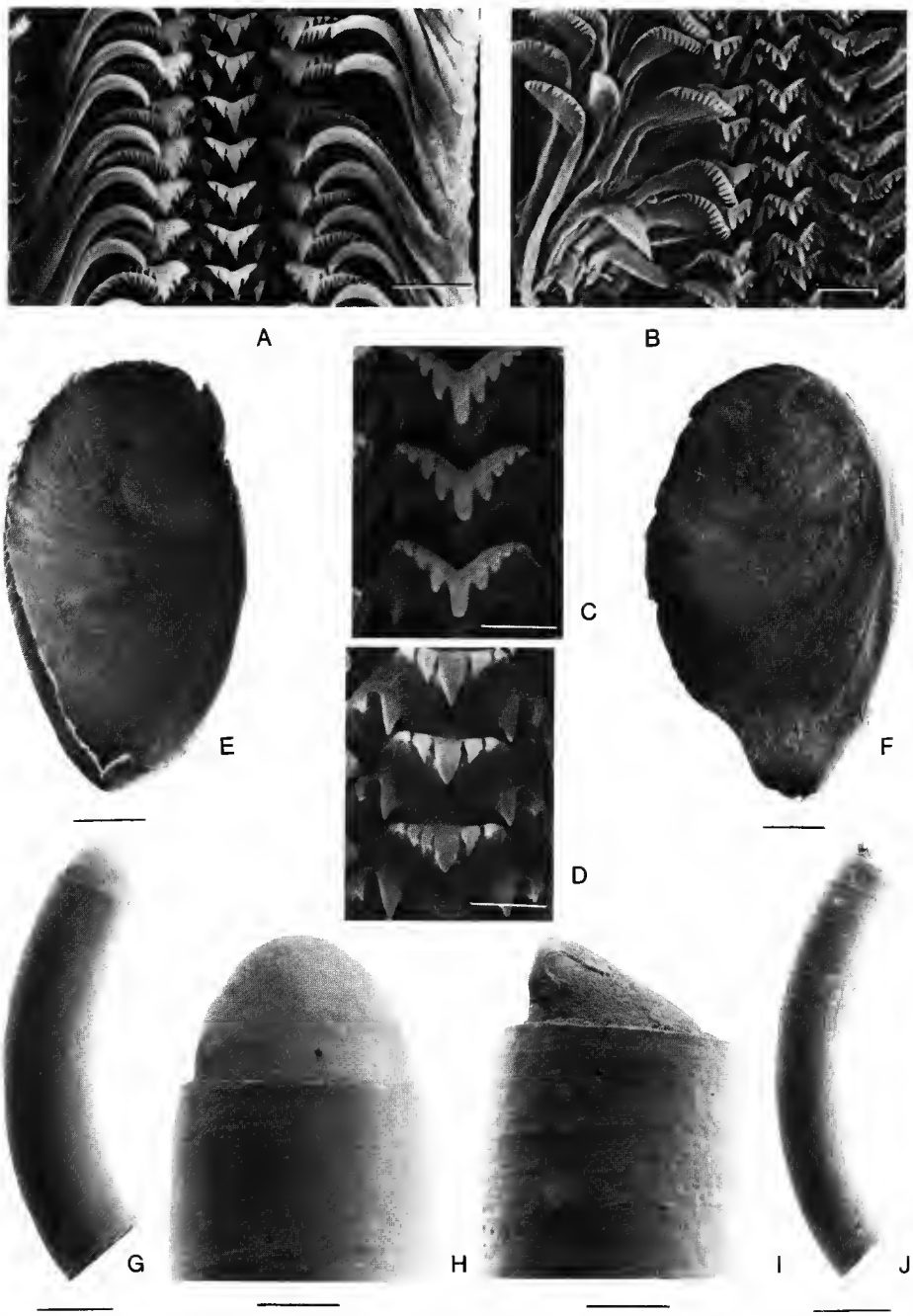


FIG. 5. — A, D, E, radula (A, D) and operculum (E) of *Peringiella elegans* (Locard); D, detail of central teeth. B, C, F, radula and operculum of *Botryphallus epidauricus* (Brusina); C, detail of central teeth. G, H, *Caecum incomptum* (Monterosato); H, detail of septum. I, J, *Caecum clarkii* (Carpenter); I, détail of septum.
Scales : A = 10 μm; B, D = 5 μm; C = 2.5 μm; E, H, I = 0.1 mm; F = 50 μm; G, J = 0.3 mm.

Family Rissoidae

Genus **PERINGIELLA** Monterosato, 1878

Type species : *Peringiella denticulata* Ponder, 1985, new name for *Rissoa laevis* Monterosato, 1877 (non Sowerby, 1829).

The two species described below have usually been included in *Peringiella*, but the type species of that genus is not known anatomically and has denticles on the inside of the outer lip, a character not known in other species included in the genus (Ponder, 1985*b*), although Verduin (1988) notes that they may be weak or absent in some specimens. Most of the characters that I (Ponder, 1985*b*) used to diagnose the genus *Peringiella* are based on *Peringiella nitida* auct. [= *P. elegans* (Locard)] and the species that I called *P. balteata* (Manzoni). Neither of these species were known previously anatomically. It is shown below that the former species is related to *Cingula* and the latter must be removed from the Rissoidae and is assigned to a new genus in the Hydrobiidae. The status of the genus *Peringiella* remains uncertain.

Verduin (1988) reviewed the European species of *Peringiella* and included in the genus *Cingula* (*Peringiella*) *eburnea* Nordsieck, 1968. I have examined the type material of this species and it is almost certainly a species of *Hydrobia* as Verduin (1988 : 20) also suspected.

The convergence demonstrated by the two species occurring at Ceuta is remarkable. The shells (including their protoconchs) are almost identical (compare fig. 6A, B, G, H with 6E, F, C, D), except in size, as are the opercula (compare fig. 5E and F). The radulae (compare fig. 5A, D and B, C) are also very similar, differing mainly in the slightly smaller number of cusps on the central and lateral teeth and possession of a second pair of basal denticles on the central teeth in *P. elegans*.

« **Peringiella** » **elegans** (Locard, 1892)
(Figs 5A, D, E, 6C-F)

The shell (fig. 6E, F), protoconch (fig. 6C, D), radula (fig. 5A, D) and operculum (fig. 5E) are illustrated for comparison with those of the species discussed below which has previously been considered to be congeneric. The shell (both protoconch and teleoconch) is smooth, about 1.7-2.3 mm in length and 0.8-1.0 mm in width, and has a very thin periostracum. The head-foot (fig. 7A, B) is unpigmented, with a few small, translucent spots behind the eyes and, in some specimens, a few, scattered dense-white spots on the parallel-sided, inconspicuously-ciliated cephalic tentacles (*ct*). The pink buccal mass is visible through the short, prominently bilobed snout. The large metapodial tentacle (*mt*) is broad, with a blunt tip and there is a small posterior pallial tentacle (*pt*). A conspicuous fold on the right side (*nl*) of the neck and a weak fold on the left side (neck lobes of Ponder, 1988) are present. There is a large anterior pedal mucous gland (*apg*) and a posterior pedal gland (*ppg*) with a small, inconspicuous opening (*pgo*; confirmed in sections).

The stomach is rather short, the style sac slightly more than one third to nearly one half

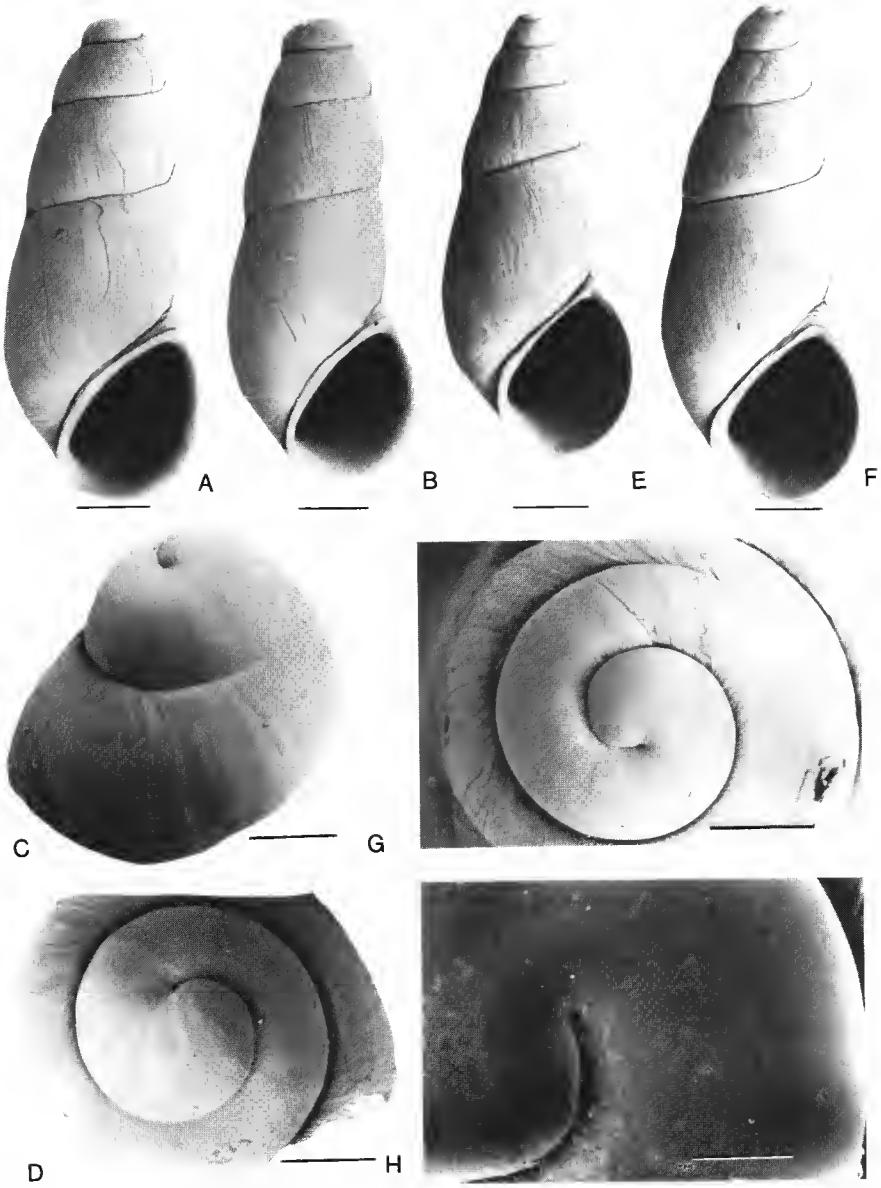


FIG. 6. — A, B, G, H, *Botryphallus epidauricus* (Brusina), shell (A, B) and protoconch (G, H). E, F, C, D, *Peringiella elegans* (Locard), shell (E, F) and protoconch (C, D).
Scales : A, B = 0.2 mm; E, F = 0.3 mm; D, C, G = 0.1 mm; H = 30 μm.

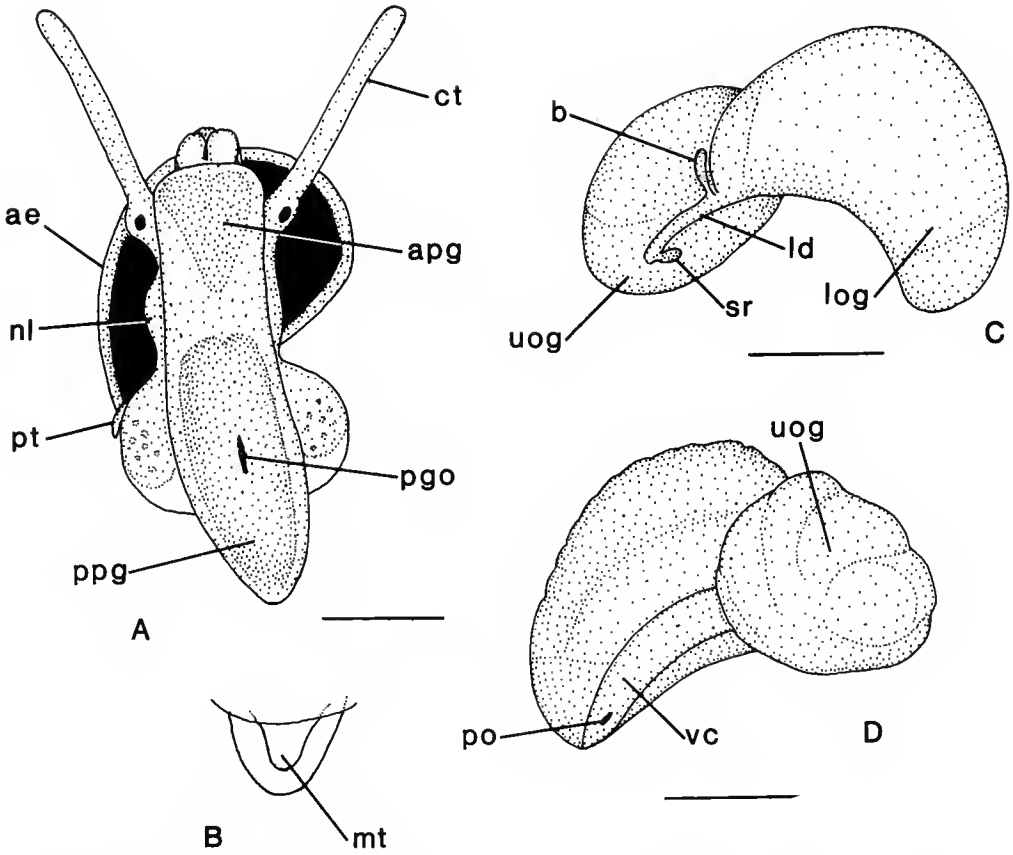


FIG. 7. — *Peringiella elegans* (Locard) : A, ventral view of living animal; B, dorsal side of posterior part of foot; C, D, lower part of female genital system from the right (C) and left (D) sides.

ae : aperture edge; *apg* : anterior pedal gland; *b* : bursa; *ct* : cephalic tentacle; *ld* : thin-walled duct between upper and lower oviduct glands; *log* : lower oviduct gland; *mt* : metapodial tentacle; *nl* : right neck lobe; *pgo* : opening of posterior pedal gland; *ppg* : posterior pedal gland; *po* : pallial genital opening; *pt* : pallial tentacle; *sr* : seminal receptacle; *uog* : upper oviduct gland; *vc* : ventral channel of lower oviduct gland.

Scales : A = 0.4 mm; C, D = 0.2 mm.

of the total length of the stomach and open to the intestine along all but the posterior part. The stomachs of living specimens contained foraminiferans (Discorbidae and *Brizalina*).

The seminal vesicle is a twisted, swollen duct on the inner side of the stomach and narrows just behind the posterior pallial wall to become a narrow, ciliated, weakly-muscular duct, the pallial vas deferens, which passes to the base of the penis. At the posterior end of the pallial cavity a very short duct communicates with the pallial cavity. There is no prostate gland. The penis is simple, parallel-sided for most of its length, the distal end tapering to a blunt tip. The penial duct is narrow, straight and enclosed.

The glandular part of the female genital tract (fig. 7C, D) consists of a large lower oviduct gland (*log*) and a globular upper oviduct gland (*uog*) made up of a tightly coiled tubular gland. The lower oviduct gland opens to a thin-walled ventral channel which opens subterminally as a small pallial opening (*po*). Between the two glands on the right side is a small, thin walled bursa copulatrix (*b*) containing unorientated sperm and lined with a thin cuboidal epithelium. This arises from the first part of the ventral duct from the lower oviduct gland which then becomes an elongate duct (*ld*) which passes dorsally and is pressed into the right, antero-ventral part of the upper oviduct gland. At the posterior end of this duct there is a small seminal receptacle (*sr*).

Remarks

Although this species is tentatively retained in *Peringiella* the head-foot and anatomy of *P. elegans* closely resemble those of the genus *Cingula* (see Ponder, 1985*b*). The final status of *Peringiella* will have to await anatomical details of the type species. Verduin (1988) has expressed doubt as to whether this species is congeneric with *P. denticulata*. He has also reviewed this species and gives the distribution as the western part of the Mediterranean, Adriatic Sea and Sicily. Verduin also notes the existence of two forms of this species, a slender one and a broad one. The Ceuta specimens belong to the slender form.

Van Aartsen *et al.* (1984) and Verduin (1988) use the name *Rissoa* (*Cingula*) *nitida* Bucquoy, Dautzenberg and Dollfus, 1884, for this species which is, however, preoccupied so that the name *Cingula elegans* Locard, 1892, should be used as pointed out by Ponder (1985). They do not take this latter course because of potential secondary homonymy with *Rissoa elegans* Grateloup, 1838, and *R. elegans* A. Adams, 1851. The former species appears to be a *Rissoina* and the latter, from the Philippines, is probably an iravadiid, although the type(s) has not been examined. There is thus no chance of *C. elegans* being a secondary homonym of either species.

Family? Hydrobiidae

BOTRYPHALLUS new genus

Type species : *Cingula epidaurica* Brusina, 1866.

Etymology : *Botryos* (Greek, masc.), cluster of bunch of grapes; *phallos* (Greek, masc.), penis.

Diagnosis

Shell minute, coiled, smooth, tall-spired, with pyriform aperture and dome-shaped protoconch. Operculum thin, simple, with eccentric nucleus. No posterior mucous gland, metapodial or pallial tentacles. Ctenidium reduced, osphradium large. Radula taenioglossate, with single pair of basal cusps, long lateral processes and several rather long, sharp cusps on all teeth. Midoesophagus with long, straight dorsal folds. Stomach without posterior caecum, with single digestive gland opening and short style sac. Rectum lined with large subcuboidal cells with pale-staining contents. Penis with numerous apocrine glands around edges; attached

behind right eye. Prostate gland large, pallial, open by way of a short slit or closed. Female with weakly muscular coiled oviduct, a posterior seminal receptacle and an anterior bursa copulatrix. Bursal duct arises from anterior end of ventral channel. Ventral channel open to lumen of pallial oviduct along entire length. Oviduct gland uniformly staining throughout except for a small anterior area around pallial opening. Both male and female genital glands lined with simple columnar cells.

The taxonomic position of *Botryphallus* is uncertain and it is only tentatively included in the Hydrobiidae. Some of the more discordant characters seen in the new genus are contrasted with other truncatelloidean families below.

Botryphallus epidauricus (Brusina, 1866)
(Figs 5B, C, F, 6A, B, G, H, 8)

The shell (fig. 6A, B) is minute (1.2-1.4 mm in length, 0.55-0.6 mm in width), white, smooth, elongate conical, with about three very slightly convex whorls. The protoconch (fig. 6G, H) consists of about 1.5 dome-shaped whorls which are smooth except for a few extremely weak, minute axial wrinkles. The aperture is ovate, slightly angled posteriorly, the peristome simple. The operculum (fig. 5F) is thin, corneous, simple and has an eccentric nucleus.

The head-foot (fig. 8A, B) is translucent white, the cephalic tentacles (*ct*) long, very slightly tapering distally but the distal end is expanded very slightly and weakly ciliated. The eyes lie at the bases of the tentacles in weak bulges and are surrounded by a few dense white spots. There are no pallial tentacles or metapodial tentacles present. The snout is distinctly bilobed, the distal lobes rather thin laterally and constantly applied to the substratum in life. The snout is about half the length of the cephalic tentacles and the pale pink buccal mass shows through. The foot (fig. 8B) has a well developed, triangular anterior pedal gland (*apg*) and numerous subepithelial glands internal to the sole epithelium. These can be seen through the sole in living specimens and are mainly located laterally. No posterior pedal gland is present. The thin opercular lobes are translucent.

The pallial cavity is long and contains a reduced ctenidium with about 12 small knob-like filaments which extend from the posterior left corner of the pallial cavity to a little behind the mantle edge on the left side of the cavity. The rather large osphradium is broadly oval and reaches from the posterior end of the ctenidium to slightly more than half of the length of the ctenidium. There is a thick hypobranchial gland in the posterior part of the cavity. The pericardium and renal organ do not protrude into the pallial roof, the latter having a well-developed renal gland on its external wall.

The jaws and buccal mass/odontophore are well-developed and typical of the Truncatelloidea. The radula (fig. 5B, C) is taenioglossan, with the central teeth having a strongly concave dorsal edge and the cutting edge bearing (3-)4 + 1 + 4(-3) sharp cusps. The central teeth also have a prominent pair of basal denticles and long, simple lateral processes. The lateral teeth have 3 + 1 + 5 cusps and a long outer shaft. The marginal teeth bear numerous small, sharp cusps confined to their distal ends. The salivary glands pass over the cerebral ganglia. The midœsophagus has long, straight, dorsal folds reaching almost to the irregular, non-glandular ventral epithelium. The stomach has a single digestive gland opening and a short style sac which is about 0.25 the length of the rest of the stomach. The anterior and posterior chambers are subequal, not very distinctly separated externally and no posterior

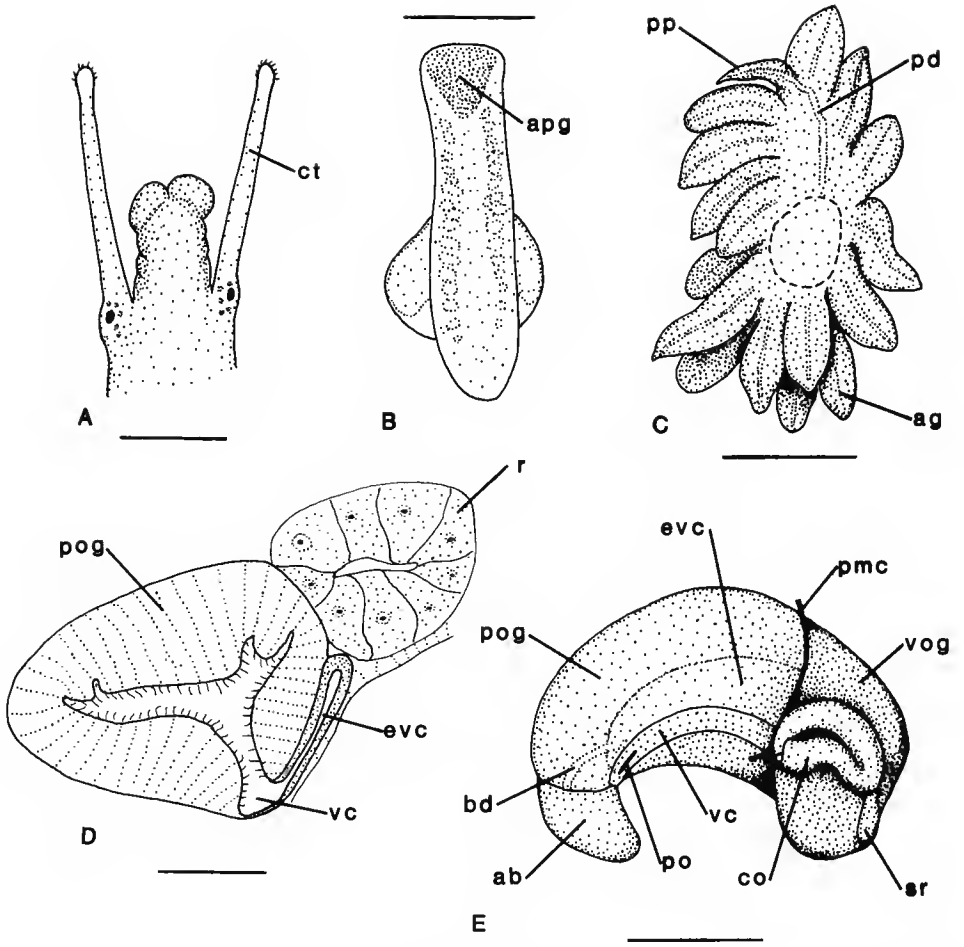


FIG. 8. — *Botryphallus epidauricus* (Brusina) : A, dorsal view of head ; B, ventral view of foot ; C, penis (dorsal view), the dashed line represents the ventral point of attachment ; D, transverse section through the middle part of the pallial oviduct gland and the rectum ; E, lower part of female genital system, viewed from the left side.

ab : anterior bursa ; *ag* : apocrine gland of penis ; *apg* : anterior pedal gland ; *bd* : bursal duct ; *co* : coiled oviduct ; *ct* : cephalic tentacle ; *evc* : dorsal extension of ventral channel ; *pd* : penial duct ; *pmc* : posterior pallial wall ; *po* : pallial genital opening ; *pog* : pallial glandular oviduct ; *pp* : penial papilla ; *r* : rectum ; *sr* : seminal receptacle ; *vc* : ventral channel of lower oviduct gland ; *vog* : visceral glandular oviduct.

Scales : A = 0.2 mm ; B = 0.5 mm ; C, D = 0.1 mm ; E = 0.15 mm.

caecum is present. A semi-liquid crystalline style occupies the style sac and protrudes into the stomach. The rectum (fig. 8D ; *r*) has unusual epithelium consisting of large, subcuboidal pinkish-grey staining cells with finely granular cytoplasm and bearing very short cilia.

The male genital system is dominated by a very unusual, large penis (fig. 8C) which has 15-18 (usually 16) apocrine glands (*ag*) arranged in a single row on both sides and in a double row around the base of the penis. Each apocrine gland has about 6-9 gland cells in any transverse section, these having coarsely granular, red-staining contents and discharge into a

narrow central lumen. The penial duct is more-or-less straight, and discharges through a small, tapering papilla (*pp*). The penis is attached behind the right eye, the point of attachment appearing to be near the middle of the penis because of the cluster of apocrine glands posterior to the attachment area. The pallial vas deferens is simple and enters the anterior end of the prostate gland. The prostate gland is triangular, the broad base abutting against, and protruding slightly into, the posterior wall of the pallial cavity. It is lined with simple columnar gland cells with coarsely granular, red-staining contents and are especially dense in their basal part. These cells open to a narrow, tubular lumen. The visceral part of the vas deferens forms a convoluted seminal vesicle.

The ovary contains a few very large eggs (relative to the size of the animal; up to about 0.3 mm in length and 0.2 mm in diam. in sections). The upper oviduct is non ciliated and lined with pavement epithelium. The lower part of the female genital system is illustrated in figure 8E. The upper oviduct opens to the coiled oviduct (*co*) alongside the posterior part of the albumen gland. The coiled oviduct forms a U-shaped loop and has a silvery appearance because sperm are stored in it. It is lined with a cuboidal epithelium which has numerous long cilia which maintain the sperm in a central rope, and its outer walls are weakly muscular. A rather small seminal receptacle (*sr*) opens to the coiled oviduct at the end of the U, and lies pressed against the posterior wall of the oviduct gland. Sperm have their heads attached to the pavement epithelium lining the seminal receptacle. There is no posterior bursa copulatrix. The coiled oviduct opens to the posterior part of the short, broad, pallial oviduct gland (*pog*). This gland is triangular in shape, almost as wide as long, with the pallial part (*pog*) forming the apex of the triangle, a short, broad posterior section (*vog*) bulging back into the viscera and displacing the renal organ. This posterior section is not curved back on itself like the albumen gland of typical Littoridininae. The pallial opening (*po*) is located near the anterior end of the oviduct gland. The gland is lined with a simple epithelium of dark blue-staining columnar gland cells containing large granules and basal nuclei. In the vicinity of the pallial opening the oviduct gland is lined with ciliated and glandular cells with non-staining contents (mucus?) but otherwise the epithelium appears to be rather uniform throughout (i.e. there is no clear division into an anterior capsule and a posterior albumen gland). Long cilia are present in the oviduct gland and these appear to arise from very narrow cells, with elongate nuclei, wedged between the gland cells. The thin-walled ventral channel (*vc*) is displaced to the left (fig. 8D, E; *evc*) and is lined with small cuboidal, ciliated cells. It continues to the pallial opening after which a short, ciliated tube (*bd*) buds off from its upper surface (the displaced part) and this opens to an anterior bursa copulatrix (*ab*). The anterior bursa is an ovoid pocket which lies anterior to the capsule gland. It is lined with rather short, irregular columnar cells with cytoplasm containing granules and tiny vacuoles.

The large cerebral ganglia abut one another and posteriorly, the pleural ganglia. The right pleural ganglion gives off a connective (about equal in length to the width of the pleural ganglion) to the subœsophageal ganglion. This ganglion lies close to the supraœsophageal ganglion which, in turn, abuts the left pleural ganglion.

Remarks

The anatomy of *Botryphallus* does not conform with any known family. The apocrine penial glands are otherwise known only in the Caecidae (Marus & Marcus, 1963) and

Hydrobiidae (Littoridininae) (THOMPSON, 1968; HERSHLER, 1985; HERSHLER & LONGLEY, 1986; DAVIS & MCKEE, 1989). As far as is known all hydrobiids have a posterior bursa copulatrix (except in a few cases where it is lost) and a complex histology of the glandular genital ducts (PONDER, 1988). The caecids have an uncoiled shell, a circular, multispiral operculum, long stationary cilia on the cephalic tentacles and ciliated ridges on the left tentacle. They also lack a coiled oviduct and differ in protoconch morphology. The caecids do, however, share the simple histology of the genital glands and an anterior bursa copulatrix with *Botryphallus*. *Botryphallus* differs from most truncatelloideans in having a semi-liquid crystalline style but MORTON (1975) has recorded a similar style in *Caecum digitulum* (Hedley, 1904). The Elachisinidae (PONDER, 1985*a*) have a penis bearing simple glands and have an open prostate unlike that in *Botryphallus epidauricus*. The female system differs in that the origin of the bursa is from the posterior part of the ventral channel and the albumen and capsule glands are clearly differentiated and stain differently. In addition the histology of the genital glands is of the complex type and the head-foot bears a pair of pallial tentacles and a metapodial tentacle. The penial glands seen in *Botryphallus* are unknown in any Rissoidae and the new genus also lacks an upper oviduct gland, a diagnostic feature of that family. The only other families known to possess a simple histology of the genital glands are the Barleeidae, Anabathridae and Emblandidae. The last family has a very distinctive radula that has no resemblance to the generalised truncatelloidean radula of *Botryphallus*. The Anabathridae have unusual two-layered opercula and simple coiled penes. The Barleeidae have thick, pegged opercula. Both families have posterior bursae.

The Iravadiidae include at least one species with penial glands which resemble apocrine glands (*Iravadia* (*Fairbankia*) *australis* (Hedley); PONDER, 1984, fig. 8D). In addition several members of this diverse family have anterior bursae. They differ from *Botryphallus* in all investigated species lacking a coiled oviduct and in all having complex histology of the genital glands.

Botryphallus clearly does not fit comfortably into any of the present family concepts. It is tentatively included in the Hydrobiidae for the following reasons : — the coiled oviduct from which arises a seminal receptacle; shell and radular morphology not discordant; anterior pallial genital opening; general internal and external anatomy. Discordant features include : — the simple histology of the genital glands and the anterior bursa copulatrix. The presence of apocrine glands on the penis would place this genus in the Littoridininae but all other members of that subfamily have the ventral channel stripped away from the pallial oviduct to form a separate tube or a posterior opening and the free end of the albumen gland is twisted anteriorly. One species of *Stygopyrgus* (HERSHLER & LONGLEY, 1986) has a "seminal receptacle" derived from the middle part of the "spermathecal duct" and has lost the posterior bursa copulatrix. It is not known what the histology of the genital glands is in this species; possibly the simple type of histology can occur in such minute species. Clearly elucidation of the taxonomic position of this enigmatic genus will have to await further comparative anatomical studies.

I have not been able to personally confirm the conspecificity of BRUSINA's (1866) species which was described from Dalmatia. This has, however been done by Serge GOFAS who kindly examined some of BRUSINA's topotypic specimens (but not the types) from the Zagreb Museum and provided me with drawings. He concludes that they are conspecific with Ceuta material. VERDUIN (1988) had supposed syntypes available to him and considered material

from the Strait of Gibraltar (near Algeciras) to be the same species. In view of the above considerations I am regarding the Ceuta material as conspecific with *Cingula epidaurica*.

Four specimens (2 of each sex) of another species of *Botryphallus* from the Azores (mid littoral, Island of São Miguel, —/7/1988, collected by S. GOFAS; voucher specimens in MNHN and AMS) to be described by S. GOFAS, have been examined. The anatomy of this species closely resembles that of *B. epidauricus* but the penis has more apocrine glands (19-22) and the anterior bursa is more elongate.

The shell and radula of what may possibly be a third species have been figured by PONDER (1985*b*, fig. 118F, G) as *Peringiella balteata* (Manzoni) from the Canary Islands. VERDUIN (1988) regards this name as a synonym of *B. epidauricus*.

II — INTERTIDAL DISTRIBUTION

Because of the limitations of the sampling technique (see Methods), especially the lack of replicates at each sampling site, little other than gross patterns can be discussed. The consistently low numbers in stn 6 of transect 2 compared with the corresponding stn in transect 1 are probably the result of unavoidable washing of this sample during its collection under water. This sampling problem also applies, although to a lesser extent, to stns 4-6 in transect 1 and stn 4 in transect 2 as these were all collected under water because of the state of the tide and the limited time available.

Skenea serpuloides was in low numbers or absent on the middle shore. Stn 4 on transect 1 (collected underwater and therefore probably partly washed) had a zero count, whereas the corresponding stn on transect 2 had low numbers (14). Low numbers were also recorded in stns 5 and 6 (< 18). It was absent from the middle shore (stns 2, 3) in transect 2 but in low numbers (1, 12 respectively), in transect 1. No specimens were found in stn 1 on either transect.

This species thus appears to live in the interstitial gravel habitat on the lower and, sometimes, middle shore, in low numbers. It was also collected in the sublittoral at Ceuta (S. GOFAS, *in lit.*).

Dikoleps pruinosa had a similar distribution to the last species but achieved higher numbers. In transect 1 it penetrated up the shore to stn 3 (3 individuals) and had increasing numbers down the shore reaching a maximum number at stn 6 (167 individuals). In the second transect it was absent in stns 1-3 but represented by a moderately high number (127) in stn 4 and fewer (25) in stn 6 (probably reflecting greater washing of that sample during collection).

This species appears to be a lower littoral species that penetrates the interstitial gravels only on the lower shore. It was also collected in the sublittoral at Ceuta (S. GOFAS, *in lit.*).

Juveniles of *Gibbula racketti* were abundant on the lower shore (stn 4-6, up to 240 individuals) in both transects, with rather low numbers (< 30) in stn 3, absent (transect 2) or rare (3 individuals) in stn 2 and absent from stn 1.

Caecum incomptum was abundant on the lower middle shore and penetrates the upper middle shore. The highest counts were achieved in stn 4 in both transects (657 and 355

respectively), with numbers dropping considerably in stns 5-6 (transect 1, stn 5 : 120, stn 6 : 53; transect 2, stn 6 : 5). Stn 3 had 551 individuals in transect 1 and only 18 in the second transect. It penetrated further up the shore in transect 1 (to stn 2 with 190 individuals), this stn having a zero count in transect 2. It was absent from stn 1 in both transects.

Caecum clarkii overlapped with the previous species but was not as abundant. Unlike the previous species it appears to prefer the lower shore, with low (2, 3 and 17 respectively in transect 1, stns 2-4) to zero counts (transect 2) in stns 2-3. Stns 5 and 6 in transect 1 and 4 and 6 in transect 2 had rather high numbers (maximum 142, stn 6, transect 1 and 145 stn 4, transect 2).

Peringiella elegans reached the upper middle shore (stn 2) in both transects where it was represented by very small numbers (4 and 1 individuals respectively). It was common in stns 3-6 in transect 1 (104, 211, 89 and 121) and 4 and 6 in transect 2 (225 and 23), the maximum numbers in stn 4 in both transects (211 and 225 respectively). Stn 3 on transect 2 had only 6 individuals. The moderately high numbers from the two lowest samples in transect 1 contrast with the considerably lower number from the lowest station in transect 2, once again suggesting that washing of this latter sample in particular markedly affected the results.

This species, like *Skenea serpuloides, Dikoleps pruinosa, Caecum clarkii* and juvenile *Gibbula racketti*, appears to prefer the lower shore but is capable of penetrating the middle shore when conditions are favourable.

Botryphallus epidauricus is unique in this fauna in having an upper and middle shore distribution. It was the only species found in the uppermost station on both transects (46 and 283 individuals respectively). It achieved very high numbers in stn 3 in transect 1 and stn 2 in transect 2 (1035 and 2152 respectively) making it by far the most abundant gastropod in this fauna. The other upper and middle shore stations also had rather high numbers (stn 2, transect 1 : 220; stn 3, transect 2 : 522). The lower shore stations, by way of contrast, had very low numbers (stns 5, 6, transect 1 : 8, 2; stn 6, transect 2 : 0), whereas station 4 had rather high to moderate numbers (transect 1 : 324, transect 2 : 40).

The abundance of this species in the middle and upper shore and the contrasting very low numbers on the lower shore strongly suggest that it is an intertidal, upper shore species. This species, on the counts available, can reach densities exceeding half a million individuals per cubic metre, more than three times the maximum density of the next most abundant species, *C. incomptum* (538,000 per m^3, compared with 164,250 per m^3).

DISCUSSION

The existence of a fauna of shelled micro-gastropods living interstitially in gravel in the intertidal does not appear to have been reported previously. Faunas associated with boulder beaches of mostly somewhat larger species have been described (e.g. MORTON, 1975) and are indeed not uncommon (pers. observ.). In the same area gastropods such as *Cingula trifasciata*

(J. Adams) are common beneath larger boulders in shaded, more stable areas. *Caecum* has been previously reported from coarse sediments in the littoral (e. g. MORTON, 1975; RISER, 1984). Tiny opisthobranchs are a well known constituent of the interstitial fauna of sandy shores and, in New Zealand (CLIMO, 1980) and S.E. Australia (PONDER, unpublished), the unusual pulmonate slug *Smeagol* lives on shingle beaches in the upper littoral. Ellobiids, assimineids and planaxids are often found in the upper littoral in gravel and boulders. These animals, however, are specialists in upper shore living whereas the Ceuta fauna is distinctly marine, most of the species also being found in the lower littoral and at least two in the sublittoral. A brief general description of the infralittoral pebble "biocenosis" is given by PÉRÈS (1967) and PÉRÈS and PICARD (1964).

The Ceuta fauna is dominated by seven species, one of which is present as juveniles only. An interesting aspect of the fauna is that the six adult species fall into three taxonomic groupings and these species pairs are surprisingly similar in body size and/or general morphology. The two skeneids are similar in size but differ somewhat in shell shape; the two caecids are almost indistinguishable except for the differences in the septum and the two species previously referred to *Peringiella* are very similar, although differing in size. Each of the shell forms in the three groups is very different suggesting that body size is a more important morphological constraint in this habitat than shell shape.

The Ceuta interstitial microgastropod fauna is dominated by *Botryphallus epidauricus* and this species and, perhaps, *Caecum inconiptum*, are the only species that appear to be restricted to the intertidal. The others are commonest in the lowermost littoral and presumably shallow sublittoral but penetrate the beach to about the midlittoral level. *Botryphallus* and *Caecum incomptum* appear to prefer different zones on the shore, numbers of the former peaking higher on the shore than *C. incomptum* and *Botryphallus* is also the only species that lives in the upper littoral.

Botryphallus and *Peringiella* were also found at Benzu, on the north west side of Ceuta, in the same habitat as at Sarchal Bay and, presumably, the same fauna will be found at other localities in the Strait of Gibraltar. The same species recorded here in the gravel fauna were found in beach drift by VAN AARTSEN *et al.* (1984) from the Bay of Algeciras, on the northern side of the Strait of Gibraltar. Many of the apparently ideal locations in Ceuta were, however, coated with thick oil deposits which soaked deep into the gravels, especially in the upper littoral.

It is clear that the seemingly inhospitable habitat of a pebble beach is capable of supporting a diverse micromollusc fauna. These habitats, long neglected by biologists, clearly deserve much closer attention.

Acknowledgements

I am grateful to Dr. P. BOUCHET, for logistic and organisational support during my stay in Ceuta and for first pointing out the habitat of *Botryphallus* which led to the discovery of this fauna. Julie PONDER assisted in the field, Mr. P. H. COLMAN and Mrs J. WISE assisted with the sample sorting and Mr. G. AVERN prepared the material and took the SEM photographs. Mr. S. GOFAS identified the Skeneidae, *Gibbula racketti*, and the Foraminifera and examined material on my behalf. Mr. COLMAN and Ms. A. MILLER assisted with the preparation of the figures. Useful comments on the manuscript were made by S. GOFAS, F. E. WELLS and P. M. ARNAUD.

REFERENCES

AARTSEN, J. J. VAN, 1977. — Revision of the East Atlantic and Mediterranean Caecidae. *Basteria,* **41** : 7-19.

AARTSEN, J. J. VAN, H. P. M. G. MENKHORST, & E. GITTENBERGER, 1984. — The marine Mollusca of the Bay of Algeciras, Spain, with general notes on *Mitrella*, Marginellidae and Turridae. *Basteria,* Supplement **2** : 1-135.

BRUSINA, S., 1866. — Contribuzione pella fauna dei Molluschi Dalmati. Vienna. 134 p., 1 pl.

CLIMO, F. M., 1980. — Smeagolida, a new order of gymnomorph mollusc from New Zealand based on a new genus and species. *N. Z. Jl Zool.,* **7** : 513-522.

DAVIS & MCKEE, 1989. — A new species of *Heleobops* (Prosobranchia : Hydrobiidae : Littoridininae) from Maryland. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.,* **141** : 213-249.

HERSHLER, R., 1985. — Systematic revision of the Hydrobiidae (Gastropoda : Rissoacea) of the Cuatro Ciénegas Basin, Coahuila, Mexico. *Malacologia,* **26** : 31-125.

HERSHLER, R., & G. LONGLEY, 1986. — Phreatic hydrobiids (Gastropoda : Prosobranchia) from the Edwards (Balcones Fault Zone) Aquifer Region, south-central Texas. *Malacologia,* **27** (1) : 127-172.

HÖISAETER, T., 1968. — Taxonomic notes on the north-European species of "Cyclostrema" sensu Jeffreys 1883 (Prosobranchia, Diotocardia). *Sarsia,* **33** : 43-58.

MARCUS, E., and E. MARCUS, 1963. — Mesogastropoden von der Küste São Paulos. *Abh. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz.*, Jahrgang 1963, **1** : 1-105.

MORTON, J. E., 1975. — Form and habit in some small gastropods of New Zealand boulder beaches. *The Veliger,* **18** : 1-15.

PANETTA, P., 1980. — La famiglia Caecidae nel Mediterraneo. *Boll. Malacol.,* **16** : 277-300.

PÉRÈS, J. M., 1967. — The Mediterranean benthos. *Oceanography and Marine Biology : an Annual Review,* **5** : 449-533.

PÉRÈS, J. M., and J. PICARD, 1964. — Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume,* **47** : 1-137.

PONDER, W. F., 1984. — A review of the genera of the Iravadiidae (Gastropoda : Rissoacea) with an assessment of the relationships of the family. *Malacologia,* **25** (1) : 21-71.

— 1985*a*. — The anatomy and relationships of *Elachisina* Dall (Gastropoda : Rissoacea). *J. mollusc. Stud.,* **51** : 23-34.

— 1985*b*. — A review of the general of the Rissoidae (Mollusca : Mesogastropoda : Rissoacea). *Rec. Aust. Mus.*, Supplement, **4** : 1-221.

— 1988. — The truncatelloidean (= rissoacean) radiation — a preliminary phylogeny. *In* : PONDER, W. F. (Ed.), Prosobranch Phylogeny. *Malacological Review.* Supplement, **4** : 129-166.

RISER, N. W., 1984. — General observations on the intertidal interstitial fauna of New Zealand. *Tane,* **30** : 239-250.

THOMPSON, F. G., 1968. — The aquatic snails of the family Hydrobiidae of peninsular Florida. University of Florida Press, Gainsville, xv + 268 p.

VERDUIN, A., 1988. — On the taxonomy of some rissoacean species from Europe, Maderia and the Canary Islands (Gastropoda Prosobranchia). *Basteria,* **52** : 9-35.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, n° 2 : 313-328.

Benthonellania nouveau genre de Rissoidae (Gastropoda, Prosobranchia) du bathyal atlantique

par Pierre LOZOUET

Résumé. — *Benthonellania* n. g. (espèce-type : *B. gofasi* n. sp.) est créé pour cinq espèces actuelles et fossiles : trois de l'Atlantique tropical et deux fossiles (*B. antepelagica* n. sp., de l'Oligocène supérieur d'Aquitaine; *B. praexanthias* n. sp., du Miocène supérieur d'Angola). *Benthonellania* semble proche de *Benthonella*. Les relations avec *Alvania* et *Rissoa* apparaissent plus lointaines et basées sur des caractères primitifs. Les espèces de *Benthonellania* se rencontrent du circalittoral inférieur au bathyal. La première espèce fossile du genre *Benthonella* est aussi décrite de l'Oligocène supérieur du bassin de l'Adour.

Abstract. — The new genus *Benthonellania* (type-species : *B. gofasi* n. sp.) is proposed for five Recent and fossil species : three from the tropical Atlantic (*B. xanthias, B. acuticostata, B. gofasi*) and two fossil species (*B. antepelagica* n. sp., Upper Oligocene of Aquitan basin, France; *B. praexanthias* n. sp., Upper Miocene of Angola). *Benthonellania* appears to be related with *Benthonella*. The thin aperture of shell is similar, as is the radula in having many cusps on the central tooth and the smooth pointed distal ends of the marginal teeth. Both lack a metapodial tentacle, and live in deep water. *Benthonellania* is regarded as more primitive than *Benthonella*. Superficially it resembles some species of *Alvania* or *Rissoa* but this relationship appears essentially based on primitive state : sculpture, pallial tentacles, operculum eccentric. *Benthonellania* occurs from lower part of circalittoral zone to the bathyal zone. The first fossil occurence of *Benthonella* (*B. brontodes* n. sp.) is also reported from Upper Oligocene bathyal deposits of Adour basin (South-Western France).

P. LOZOUET, *Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, 55, rue Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

L'examen des Rissoidae de l'Oligocène supérieur du bassin de l'Adour m'a conduit à rapprocher certaines espèces fossiles et actuelles de faciès profonds. Ces espèces qui ne semblent pas pouvoir se rattacher à un genre connu sont généralement classées dans les genres *Rissoa* et *Alvania*. W. PONDER (*comm. pers.*), sur la base de la coquille, suggérait de ranger l'une d'elle (*Benthonellania gofasi* n. sp.) dans le genre *Benthonella*. La communication de nouveau matériel et l'observation des animaux vivants (S. GOFAS, *comm. pers.*) me permettent de préciser la position systématique de ce groupe de Rissoidae et finalement de proposer un nouveau genre : *Benthonellania*.

Abréviations

AMS = Australian Museum, Sydney.
SMF = Senckenberg Museum, Frankfurt.
MNHN = Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

BENTHONELLANIA n. g.

Espèce-type : *Benthonellania gofasi* n. sp.

Diagnose

Téléoconque : De petite taille (1,4 mm à 4 mm), ovoïdo-conique, avec une fente ombilicale étroite. Tours séparés par une suture canaliculée. Sculpture essentiellement composée de côtes axiales légèrement opisthoclines hérissées d'un tubercule en bordure de la suture adapicale. La sculpture spirale est limitée à la base de la coquille et consiste en 3 à 5 cordons spiraux. Ouverture à labre extrêmement mince de direction faiblement opisthocline ou orthocline.

Protoconque : De type planctotrophe sur toutes les espèces examinées, à l'exception de *B. antepelagica*.

Animal (*B. gofasi*, fig. 1-3) : Pied à sole assez large. Tentacule métapodial court, large, triangulaire. Tête avec tentacules céphaliques plutôt épais, cylindriques, peu allongés. Deux tentacules palléaux, le droit beaucoup plus développé. Lobe sous-céphalique présent uniquement sur le côté droit. Penis long à pointe mucronée sans (?) filament terminal. Cou et lobe operculaire pigmentés de points blancs. Une large zone blanc-neige correspondant à la glande pédieuse postérieure s'individualise à la partie postérieure de la sole. La glande pédieuse antérieure n'est pas apparente.

Radula (*B. gofasi*, fig. 8-9) : Taenioglosse, dent centrale de formule $(\frac{7+1+7}{1\quad 1})$, avec une grosse cuspide médiane, une paire de forts denticules basaux. Dents latérales (7 + 1 + 8) larges à cuspides décroissantes sur le bord gauche et décalées par rapport à la cuspide centrale, subégales sur le bord droit. Dents marginales : la première assez large à cuspides fortes et subégales; la deuxième longue et effilée, cuspide non visible.

Opercule (*B. gofasi*, fig. 5) : Corné, ovoïde à nucleus excentré.

Distribution

Circalittoral inférieur à bathyal subtropical à tropical atlantique : province ouest-africaine, *Benthonellania gofasi*; province caraïbe et golfe du Mexique, *Benthonellania*

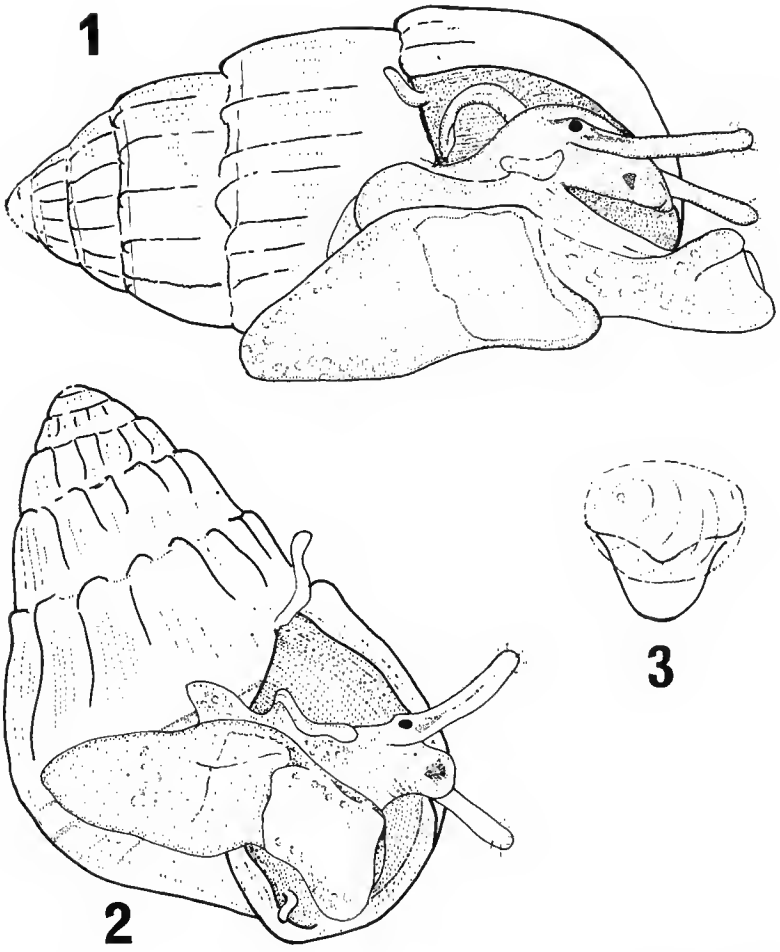


FIG. 1-3. — *Benthonellania gofasi* n. sp. Angola, Ilha de Luanda, 120 m, longueur de la coquille 2 mm : 1-2, animal rampant ; 3, métapodium (dessins S. GOFAS).

xanthias, Benthonellania acuticostata. Province indo-ouest-pacifique : ? *Rissoa aequatorialis* Thiele, 1918. THIELE (1925 : 49, pl. 6 fig. 20-21) signale l'espèce *aequatorialis* dans le canal de Zanzibar (5°27′ S, 39°18′ E, 463 m) et sur le rebord du plateau continental indonésien (0°39′ S, 98°52′ E, 750 m ; 0°15′ N, 93°4′ E, 470 m). D'après les collections du MNHN, *Rissoa* cf. *aequatorialis* est aussi présente autour de La Réunion (Campagne du N.O. « Marion Dufresne » MD/32, 1982) et en Nouvelle-Calédonie (Campagne du N.O. « Jean Charcot » Biocal, 1985) dans des fonds de 200 à 1000 m.

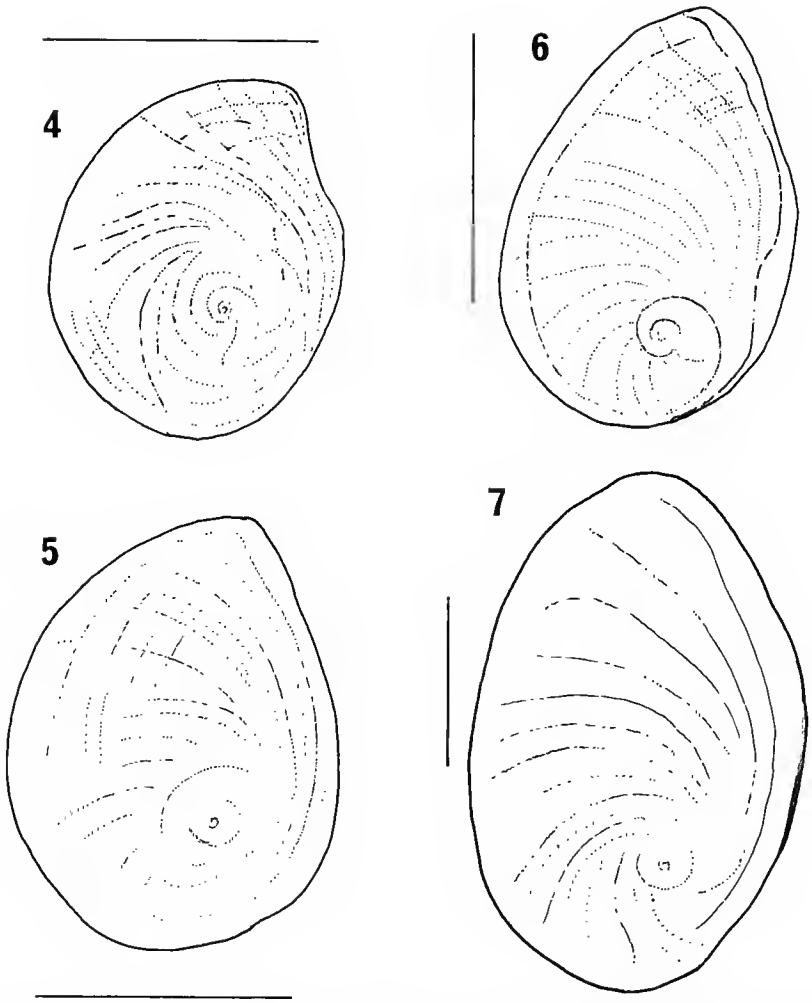


FIG. 4-7. — Opercules de *Benthonella, Benthonellania, Rissoa* et *Alvania* : 4, *Benthonella tenella* (Jeffreys, 1870), INCAL 1976, bassin de Rockall, St. DS 21, 57°59′ N, 10°40′ W, 2091 m ; 5, *Benthonellania gofasi*, Sénégal, M'Boro, 246 m ; 6, *Rissoa membranacea* (J. Adam, 1800), France, bassin d'Arcachon, îles aux Oiseaux ; 7, *Alvania cimex* (Linné, 1758), Maroc, Tanger, rochers infralittoraux. (Échelles = 0,5 mm.)

Fossile : Oligocène supérieur (France), *B. antepelagica* ; Miocène supérieur (Angola), *B. praexanthias* ; Pleistocène (Niger), *B. gofasi*.

DISCUSSION

La coquille de *Benthonellania* s'apparente à celle des *Rissoa* Desmarest, 1814, des *Pusillina* Monterosato, 1884, et des *Alvania* Risso, 1826. Des premières (*Rissoa* et *Pusillina*), elle se

distingue par sa sculpture crénelée avec les côtes axiales se terminant par un tubercule au voisinage de la suture, par la diversité de la sculpture de la protoconque, généralement lisse ou avec de faibles filets spiraux chez *Rissoa* et *Pusillina* (voir PONDER, 1985, fig. 76-84). Cette diversité de sculpture de la protoconque se rencontre, en revanche, chez *Alvania*. Cependant, les *Alvania* ont un test beaucoup plus épais, un labre épaissi et leur sculpture est rarement sinon jamais aussi réduite dans le mode spiral (voir PONDER, 1985, fig. 86-98).

Benthonella tenella est pratiquement dépourvue de sculpture axiale mais *Benthonella gaza*, de l'Atlantique américain, montre une sculpture axiale sur les 3 ou 4 premiers tours. D'autre part, la plus ancienne *Benthonella* connue, *B. brontodes* décrite ci-dessous, a une sculpture très comparable à *Benthonellania* sans toutefois l'ornementation spirale de la base de la coquille. J'interprète la faible ornementation des *Benthonella* comme un caractère dérivé.

La protoconque de *Benthonella*, subplanorbiforme avec deux carènes, apparaît sans équivalent chez les Rissoidae et ne se retrouve pas chez *Benthonellania*. *Benthonella* possède comme *Benthonellania* une coquille mince avec un labre fin non épaissi. L'ombilic est cependant beaucoup plus ouvert chez les *Benthonella* actuelles.

Benthonellania gofasi diverge des *Rissoa, Pusillina* et *Alvania* (d'après les données de PONDER, 1985) au niveau de la morphologie externe de l'animal par les caractères suivants : absence de tentacule métapodial ; tentacules céphaliques plus gros et plus courts ; opercule à nucléus plus central, plus arrondi ; dissymétrie des tentacules palléaux ; glande pédieuse postérieure plus développée et glande pédieuse antérieure non visible. Chez *Alvania*, la glande pédieuse postérieure est peu développée, peut-être même absente chez certaines espèces, en revanche la glande antérieure est toujours présente ; *Pusillina* et *Rissoa* ne posséderaient que la glande pédieuse postérieure assez peu développée (PONDER, 1985 : 21, 26, 36).

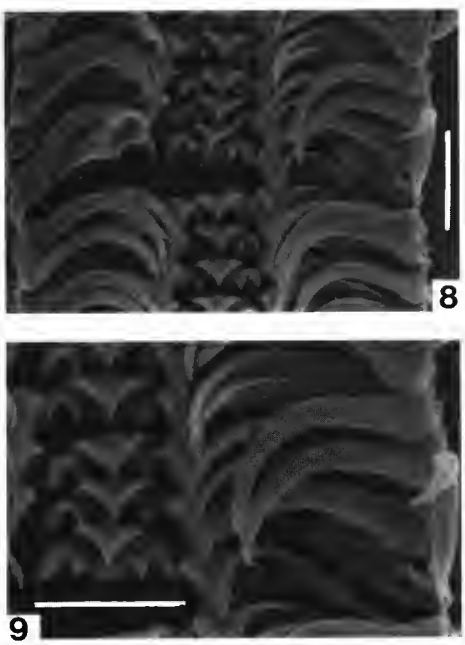


FIG. 8-9. — Radula de *Benthonellania gofasi*, Sénégal, M'Boro, 246 m. (Échelles = 20 µm.)

Benthonellania se distingue de *Benthonella* par la présence de tentacules palléaux, des yeux ouverts (*Benthonella* est aveugle; PONDER, 1985 : 63), la présence d'une glande postérieure développée (absente chez *Benthonella*; PONDER, 1985 : 63), par la glande pédieuse antérieure non visible.

La radula de *Rissoa* et *Pusillina* diffère de celle de *Benthonellania* par la dent centrale qui présente un nombre de cuspides plus réduit, au maximum 4 + 1 + 4, et par les denticules basaux souvent dédoublés. Les différences avec *Alvania* sont plus faibles, d'autant que PONDER (1985) admet une certaine diversité radulaire pour ce groupe. Toutefois, la dent centrale présente aussi un nombre de cuspides plus réduit chez *Alvania*. PONDER donne comme formule extrême 6 + 1 + 6 (formule minimale : 2 + 1 + 2) mais la plupart des radula d'*Alvania* qu'il figure ont comme formule 3 + 1 + 3. En revanche, d'après PONDER (1985), chez *Benthonella*, le maximum est 9 + 1 + 9 (formule minimale : 5 + 1 + 5). La radula de *Benthonellania*, avec comme seule formule connue 7 + 1 + 7, apparaît donc plus proche de celle de *Benthonella*.

Finalement, seules la présence de tentacules palléaux (caractère primitif d'après PONDER, 1985) et une morphologie de protoconque parfois comparable rapprochent *Benthonellania* du groupe *Alvania-Rissoa*.

Benthonellania et *Benthonella* possèdent une radula, des tentacules céphaliques, un métapodium (caractère dérivé) comparables. Ces deux genres se distinguent par la présence de tentacules palléaux, de la glande pédieuse postérieure chez *Benthonellania*, par la morphologie de la protoconque, la sculpture de la téléoconque (caractère primitif?) et l'opercule. L'opercule de *Benthonellania* ne présente pas le nucléus subcentral de *Benthonella* (caractère dérivé; PONDER, 1985) mais semble cependant moins excentré que celui d'*Alvania* et de *Rissoa* (fig. 4-7).

D'autre part, les *Benthonella* se rencontrent dans les zones bathyale et abyssale et ne comptent que peu d'espèces; *Rissoa* et *Alvania* forment un groupe populeux surtout abondant dans l'étage infralittoral. Les *Benthonellania* ont une répartition bathymétrique comprise entre 100 et 2000 m qui se rapproche donc plus de celle de *Benthonella*.

Tout ceci suggère des relations plus étroites entre *Benthonella* et *Benthonellania* qu'entre *Benthonellania* et le groupe *Alvania-Rissoa*. *Benthonellania* aurait conservé davantage de caractères primitifs (sculpture, tentacules palléaux, opercule moins subcentral).

ESPÈCES FOSSILES

Benthonellania antepelagica n. sp.
(Fig. 10-11)

LOCUS TYPICUS : France (Landes), Saint-Étienne-d'Orthe (ruisseau de l'Église).

STRATUM TYPICUM : Oligocène supérieur du bassin d'Aquitaine, marnes à *Miogypsinoides*.

DERIVATIO NOMINIS : Allusion à la protoconque de type non planctotrophe.

MATÉRIEL-TYPE : Holotype (MNHN); paratypes (MNHN) : Saint-Étienne-d'Orthe (ruisseau de l'Église, 100 ex.; Troun, 3 ex.; Lestelle, 10 ex.; Verdun, 4 ex.), Peyrehorade (Peyrère, 40 ex.). Paratypes Saint-Étienne-d'Orthe (ruisseau de l'Église) : 4 ex. (AMS), 4 ex. (SMF).

DIMENSIONS (holotype) : H = 1,45 mm; Dmax = 0,82 mm.

DESCRIPTION

Coquille de très petite taille, turbinée, à spire courte et base très large (Dmax/H = 0,70). Téléoconque de 2 tours ¾ séparés par une suture fortement canaliculée. La sculpture se compose sur l'avant-dernier tour de 15 fines côtes axiales débutant par un tubercule et donnant un aspect crénelé à la coquille. Les côtes sont reliées les unes aux autres par un sillon spiral en bordure de la suture, reliant les tubercules. Sur le dernier tour, les côtes disparaissent vers la base et au dernier quart de tour. Les intervalles entre les côtes sont quasi lisses. La base ne présente qu'une très étroite fente ombilicale, et est sculptée de 4 cordons spiraux principaux et 2 obsolètes à sa périphérie. L'ouverture, ovoïde, rétrécie dans l'angle adapical, possède un péristome continu mais très mince qui n'est pas totalement appliqué sur la base. Le labre est très fin, non épaissi et de direction très légèrement opisthocline.

Protoconque d'un tour et demi (H = 174 μm; Dmax = 238 μm), lisse, globuleuse, à gros nucléus.

DISCUSSION

Plusieurs Rissoidae à protoconque paucispirale peuvent être comparés à *Benthonellania antepelagica*. *Alvania peyreirensis* Cossmann et Peyrot, 1918 (fig. 14-15) de l'Oligocène supérieur du bassin de l'Adour, *Rissoa profundior* Hedley, 1907 (HEDLEY, 1907, pl. 67 fig. 15) du sud-est de l'Australie et *A. waisiuensis* Beets, 1942, de l'Oligocène supérieur d'Indonésie.

A. peyreirensis montre une sculpture à cordons spiraux beaucoup plus forts avec des côtes axiales plus nombreuses; le labre est aussi fortement épaissi. C'est d'*Alvania heraelacinae* Ruggieri, 1949, du Pliocène européen et type du sous-genre *Profundialvania* Taviani, 1975, que se rapproche le plus *Alvania peyreirensis*. Mais *Alvania heraelacinae*, contrairement à *A. peyreirensis*, possède une protoconque multispirée. Il est à noter que PONDER (1985) n'admet pas le sous-genre *Profundialvania* ainsi d'ailleurs que la plupart des sous-genres créés aux dépens d'*Alvania* (s. s.). J'adopte cette position car je considère qu'on ne pourra utilement la critiquer qu'après reconstitution des différentes lignées d'*Alvania*.

R. profundior possède une ouverture à péristome épaissi et le labre est de direction prosocline (d'après des exemplaires de l'Australian Museum : C 154631, 33°37′ S, 152°04′ E, 896-924 m; C 154630, 33°35′ S, 152°05′ E, 1143-1106 m; coll. P. H. COLMAN et B. JENKINS).

Alvania waisiuensis (BEETS, 1942, pl. 27 fig. 41-42) possède une protoconque non planctotrophe, un labre fin et une ornementation apparemment proche de *Benthonellania antepelagica*, *Alvania waisiuensis* est toutefois plus grande et plus globuleuse que *B. antepelagica*.

Finalement, seule *A. waisiuensis* pourrait être une *Benthonellania*. Il est toutefois difficile de l'affirmer d'après la description et les figures données par BEETS.

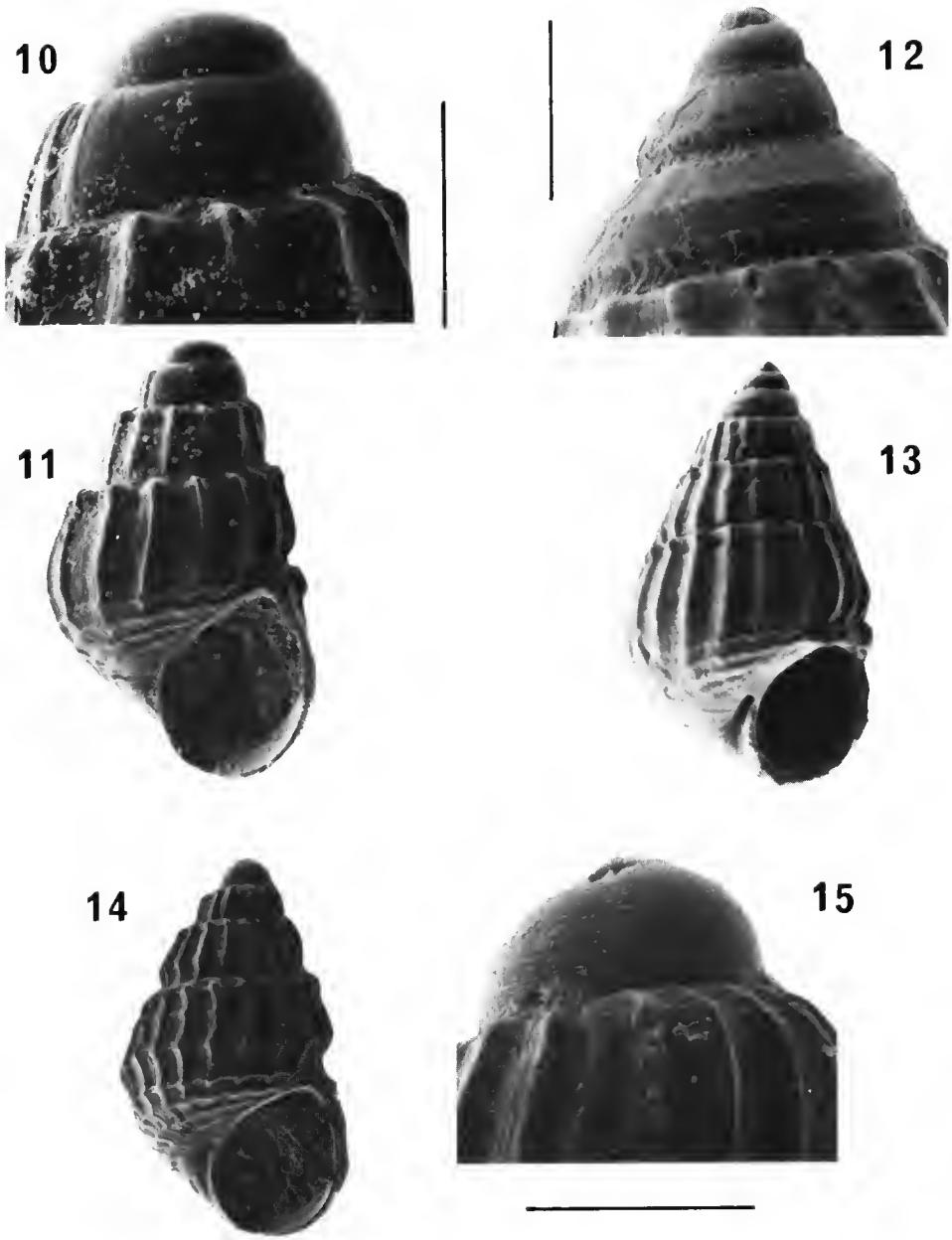


FIG. 10-15. — *Benthonellania* fossiles : 10-11, *B. antepelagica*, holotype, France, Saint-Étienne-d'Orthe, Oligocène supérieur (11, hauteur 1,45 mm); 12-13, *B. praexanthias*, holotype, Angola, Ambrizete (prov. Luanda), sondage Elf-Aquitaine, Miocène supérieur (13, hauteur 1,66 mm); 14-15, *Alvania peyreirensis*, France, Peyrehorade « Peyrère », Oligocène supérieur (14, hauteur 1,47 mm). (Échelles 10, 12, et 15 = 200 μm.)

Benthonellania praexanthias n. sp.
(Fig. 12-13)

Locus typicus : Angola, sondage Elf-Aquitaine Angola « Pacassa 1 », 07°07′ S, 12°21′ E.

Stratum typicum : Miocène supérieur.

Derivato nominis : Ancêtre probable de l'espèce actuelle *Benthonellania xanthias*.

Matériel-type : Holotype (MNHN); paratypes : 2 ex. (MNHN).

Dimensions (holotype) : H = 1,66 mm; Dmax = 1 mm

Description

Coquille de très petite taille, ovoïde-conique, à base large (Dmax/H = 0,60) et assez grande ouverture. Téléoconque d'un peu plus de trois tours séparés par une suture fortement canaliculée. La spire et son apex proéminent occupent plus de 38 % de la hauteur totale de la coquille; ses tours sont peu convexes (protoconque exceptée). La sculpture se compose, sur l'avant-dernier tour, de 17 côtes assez saillantes de direction faiblement opisthocline, moins larges que leur intervalle. Les côtes sont crénelées d'un tubercule à leur partie adapicale, en bordure de la suture. Le dernier tour occupe 52 % de la hauteur totale, son bord droit est particulièrement convexe. Les côtes axiales, au nombre d'une vingtaine, disparaissent vers la base où l'on distingue 5 cordons spiraux peu proéminents. Ces cordons sont limités à la partie périphérique de la base. On distingue une fente ombilicale sur la base. L'ouverture est endommagée chez les trois exemplaires.

Protoconque de 2 tours ½ (H = 295 μm; Dmax = 354 μm), ornée de deux carènes entrecoupées de chevrons et d'une rangée de chevrons alignés le long de la suture adapicale. La première carène occupe une position médiane, la troisième est située plus près du bord abapical.

Discussion

Benthonellania praexanthias se distingue immédiatement de *B. antepelagica* par sa protoconque de type planctotrophe. En fait, *B. praexanthias* est surtout comparable à *B. xanthias* (fig. 18-19) dont elle semble bien être l'ancêtre. Ces deux espèces sont de galbe très semblable et possèdent le même type de protoconque. La protoconque de *B. xanthias* est toutefois plus élancée et compte 2 tours ¾.

ESPÈCES ACTUELLES DE L'ATLANTIQUE

Benthonellania acuticostata (Dall, 1889)
(Fig. 16-17)

1889 — *Rissoa xanthias* var. *acuticostata* Dall, p. 280, pl. 19 fig. 10.
1974 — *Alvania acuticostata*; Abbott, p. 71, fig. 581.

Localité-type : Blake, cap San Antonio, 1100 m (Cuba).

Matériel examiné : Golfe du Mexique : 28°13′ N, 87°04′ W, 800-1200 m (15 ex.); 29°00′ N, 87°29′ W, 1682 m (1 ex.). MNHN, leg. Pequegnat (ex. coll. Texas A & M University).

Remarques

Romer et Moore (1988) considèrent, à la suite de Dall (1927), que *B. acuticostata* est un synonyme postérieur de *B. xanthias*. Outre la différence de taille (2 à 2,5 mm pour *xanthias*, 3,5 à 4 mm pour *acuticostata*), les protoconques de ces deux espèces sont bien distinctes (voir fig. 16 et 18). C'est d'ailleurs sur la base des différences de protoconques que Dall (1889) a séparé *acuticostata* de *xanthias*.

Benthonellania gofasi n. sp.
(Fig. 1-3, 4, 8-9, 20-23)

Localité-type : S. W. cap Manuel, région de Dakar, 250 m (Sénégal); I. Marche-Marchad coll.

Matériel-type : Holotype (MNHN). Paratypes : 20 ex. (MNHN), 2 ex. (AMS).

Autre matériel examiné : **Sénégal** : 14°19′ N, 17°23′ W, 78 m, 4 ex.; baie de Gorée, région de Dakar, 80-250 m, 11 ex., coll. Marche-Marchad; M'Boro, 246 m 130 ex., leg M. Pin. **Mauritanie**, plateau continental, N.O. « N'Diago » : 17°54′ N, 16°32′ W, 200 m, 1 ex. (st. 244); 17°48′ N, 16°32′ W, 200 m, 12 ex. (st. 243); 18°12′ N, 16°32′ W, 200 m, 1 ex., coll. B. Richer de Forges, 1981. Pleistocène du **Nigeria**, 2 ex. **Angola** : Ilha de Luanda, prov. Luanda, 120 m, 140 ex. (essentiellement des jeunes), S. Gofas coll.

Derivatio nominis : Dédiée à Serge Gofas.

Dimensions (holotype) : H = 2,15 mm; Dmax = 1,1 mm.

Description

Coquille de petite taille, ovoïde, à base assez large (Dmax/H = 0,51), composée de 3 tours ½ de téléoconque séparés par une assez forte suture. Dès le début de la téléoconque se

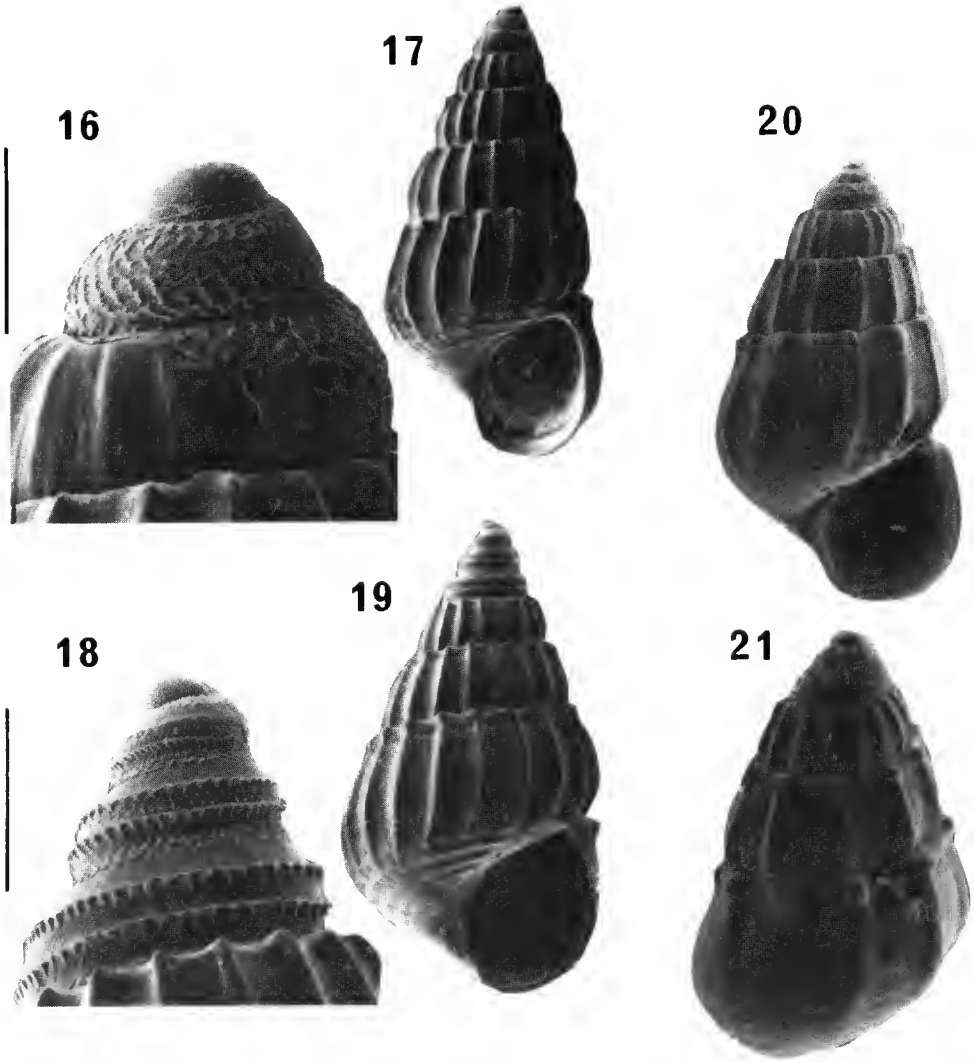


FIG. 16-21. — *Benthonellania* de l'Atlantique : 16-17, *B. acusticostata*, golfe du Mexique, 28°13′ N, 87°04′ W, 800-1200 m (17, hauteur 3,5 mm); 18-19, *B. xanthias*, golfe du Mexique, 21°16′ N, 96°51′ W, 567 m (19, hauteur 2,25 mm); 20-21, *B. gofasi*, Sénégal, M'Boro, 246 mm, hauteur 2,56 mm. (Échelles 16 et 17 = 200 μm.)

développent des côtes axiales très légèrement opisthocyrtes qui, vers la fin du premier tour, débutent par des tubercules saillants le long de la suture. On compte 20 côtes axiales sur l'antépénultième tour, 12 sur l'avant-dernier et seulement 7 sur le dernier tour où les côtes axiales deviennent tout à fait obsolètes pour pratiquement disparaître au dernier quart de tour. Parallèlement les tubercules se renforcent. L'ornementation spirale se compose d'un cordon sous-sutural qui relie les tubercules des côtes les unes aux autres; il existe aussi 4-5 cordons spiraux obsolètes visibles à la base de la coquille. L'ouverture, ovoïde, rétrécie dans l'angle adapical, possède un labre de direction opisthocline; celui-ci est très fin et le bord columellaire n'est pas totalement appliqué sur la base et laisse dégagée une petite fente ombilicale.

Protoconque (fig. 23) d'un peu plus de 2 tours ½ (H = 168 μm; Dmax = 283 μm), ornée de 4 filets spiraux irréguliers recoupés par des chevrons. Il existe au voisinage de la suture des plis axiaux bien visibles en vue apicale.

Discussion

Cette espèce est certainement très commune le long des côtes de l'Afrique de l'Ouest sur le rebord du plateau continental depuis la Mauritanie jusqu'à l'Angola. *Benthonellania gofasi* est de taille comparable à *B. xanthias* mais celle-ci possède une protoconque carénée, un galbe plus élancé et des côtes axiales plus nombreuses. *Benthonellania acuticostata* est une espèce de plus grande taille (H = 3-4 mm) à côtes axiales plus nombreuses.

Benthonellania xanthias (Watson, 1885)
(Fig. 18-19)

1885 — *Rissoa xanthias* Watson, p. 558, pl. 44 fig. 5.
1988 — *Rissoa xanthias*; Romer et Moore, p. 131, figs. 3-4.

Localité-type : Challenger, st. 24, 18°38′ N, 65°5′ W, 700 m (Porto Rico, E. île de Culebra).

Matériel examiné : Golfe du Mexique : 21°16′ N, 96°51′ W, 567 m (4 ex.), leg. Pequegnat (MNHN, ex. coll. Texas A & M University).

BENTHONELLA Dall, 1889

Benthonella (espèce-type : *Benthonella gaza* Dall, 1889) compte d'après Ponder (1985) deux espèces dans l'océan Atlantique et trois dans la province indo-ouest-pacifique. Aucune espèce fossile n'a jusqu'à présent été signalée.

Benthonella brontodes n. sp.
(Fig. 24-25)

LOCUS TYPICUS : France (Landes), Saint-Étienne-d'Orthe, lieudit Troun.

STRATUM TYPICUM : Oligocène supérieur du bassin d'Aquitaine, marnes à *Miogypsinoides*.

DERIVATIO NOMINIS : Du nom de la localité-type « Troun », tonnerre en dialecte Gascon.

MATÉRIEL-TYPE : Holotype (MNHN). Paratypes, Saint-Étienne-d'Orthe (Troun) : 80 ex. (MNHN), 2 ex. (AMS).

DIMENSIONS (holotype) : H = 1,40 mm ; Smax = 0,93 mm.

DESCRIPTION

Coquille de très petite taille, ovoïdo-conique, à spire très courte et base assez large. Téléoconque d'un peu plus de 2 tours, séparés par une suture canaliculée. Le dernier tour, particulièrement convexe, occupe 70 % de la hauteur totale. La sculpture se compose sur l'avant-dernier tour d'une trentaine de côtes de direction opisthocline, moins larges que leur intervalle. Les côtes sont légèrement renflées en leur partie adapicale, en bordure de la suture. Sur le dernier tour, les côtes s'arrêtent brutalement au niveau de la base et deviennent tout à fait obsolètes dans le dernier quart de tour où ne subsistent que les renflements sous-suturaux. La base est lisse et montre une étroite fente ombilicale. L'ouverture arrondie, à péristome discontinu, présente un labre extrêmement mince et un bord columellaire qui n'est pas totalement appliqué sur la base. Le labre (endommagé chez tous les exemplaires) devait être faiblement opisthocline.

Protoconque de 2 tours (H = 151 μm ; Dmax = 379 μm), subplanorbiforme, comportant une carène médiane, dédoublée sur le premier demi-tour.

DISCUSSION

La protoconque de *Benthonella brontodes* est très proche de celle des espèces de l'abyssal et du bathyal de l'Atlantique Nord : *Benthonella tenella* (Jeffreys, 1869) et *Benthonella gaza* Dall, 1889 (voir BOUCHET, 1976 ; PONDER, 1985 : 63). Ce type de protoconque ne semble pas se rencontrer chez d'autres Rissoidae. Par ailleurs, la coquille de *B. brontodes* se distingue des espèces actuelles par sa petite taille et sa forte sculpture.

CONCLUSIONS

Benthonella et *Benthonellania* existent au moins depuis l'Oligocène. Il apparaît que les plus anciens représentants connus (*Benthonella brontodes* et *Benthonellania antepelagica*) ont une

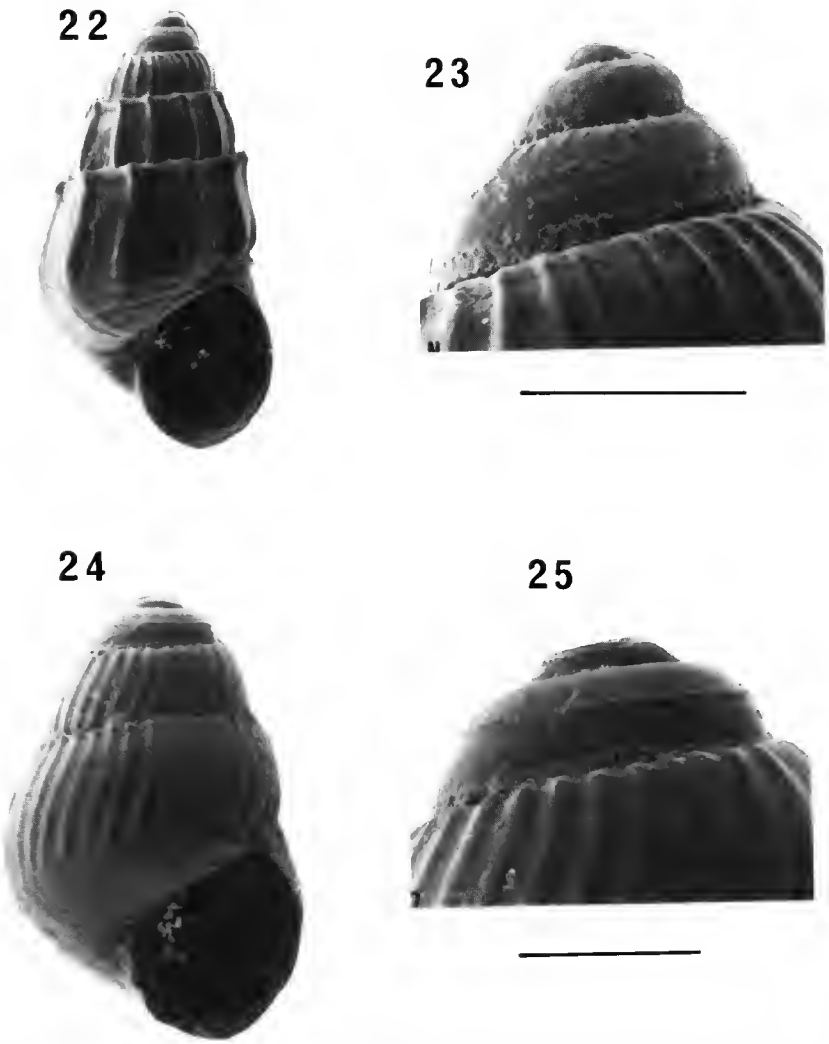


FIG. 22-25. — 22-23, *Benthonellania gofasi*, holotype, Sénégal, sud-ouest du cap Manuel, région de Dakar, 250 m (22, hauteur 2,15 mm); 24-25, *Benthonella brontodes*, France, Saint-Étienne-d'Orthe, Oligocène supérieur (24, hauteur 1,4 mm). (Échelles 23 et 25 = 200 µm.)

écologie comparable à celles des espèces actuelles. En effet, *Benthonella brontodes* a été récolté dans les dépôts les plus nettement bathyaux (bathyal supérieur) de l'Oligocène supérieur du bassin de l'Adour et *Benthonellania antepelagica* dans les dépôts attribués au circalittoral et au début du bathyal (LOZOUET, 1986).

Benthonellania n. g. n'est connu de manière certaine que de l'Atlantique tropical. Il existe toutefois un groupe très voisin dans le domaine indo-ouest-pacifique (groupe de *Rissoa aequatorialis* Thiele, 1925).

Une remarque doit enfin être faite concernant les *Benthonellania*. En effet, la plus ancienne *Benthonellania* connue (*Benthonellania antepelagica*) possède une protoconque indiquant un développement sans phase pélagique, tandis que les espèces plus récentes ont une protoconque multispirale indiquant un développement de type planctotrophe. Or, différents travaux, et en particulier celui de BOUCHET (1987), plaident en faveur d'une irréversibilité du sens de l'évolution du mode de développement larvaire, de la planctotrophie vers la non-planctotrophie. Dans cette hypothèse, *Benthonellania antepelagica* pourrait être le dernier terme d'une lignée « cul-de-sac » impliquant l'existence, à la même époque, de *Benthonellania* à développement planctotrophe. Compte tenu des lacunes dans la répartition stratigraphique de *Benthonellania*, on ne peut, pour l'instant, prouver par ce seul fait une réversion (non-planctotrophie — plantotrophie) du mode de développement larvaire.

Remerciements

Je remercie les différentes personnes qui m'ont communiqué le matériel sur lequel est fondé ce travail : S. GOFAS (Elf-Aquitaine), P. COLMAN (AMS), J. P. CORDIER, Directeur de l'Exploration Elf-Aquitaine Angola, P. PIN (Dakar), M. TAVIANI (CNR, Bologna). P. BOUCHET, S. GOFAS et W. PONDER ont bien voulu relire et corriger le manuscrit. Enfin, je remercie vivement S. GOFAS et W. PONDER pour les informations inédites et conseils qu'ils m'ont donnés ainsi que A. WARÉN qui a préparé la radula.
Les photos au MEB ont été effectuées au Centre de Microscopie du CNRS.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BEETS, C., 1942. — Beiträge zur Kenntnis der Angeblich Oberoligocänen Molluskenfaun-Fauna der Insel Button, Niederländisch-Ostindien. *Leid. geol. Meded.*, **12** (1) : 255-328.

BOUCHET, P., 1976. — Mise en évidence de stades larvaires planctoniques chez des Gastéropodes Prosobranches des étages bathyal et abyssal. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 400 : 947-972.

— 1987. — La protoconque des Gastéropodes, aspects biologiques, taxonomiques et évolutifs. Thèse de Doctorat (Paris), 181 p.

COSSMMANN, M., et A. PEYROT, 1918. — Conchologie Néogénique de l'Aquitaine. Tome III (II), Gastéropodes. *Act. Soc. linn. Bordeaux,* **70** (4) : 357-491.

DALL, W. H., 1889. — Reports on the results of dredging ... in the Gulf of Mexico (1877-78) and in the Caribbean Sea (1879-80) by the U.S. Coast Survey Steamer « Blake »... 29. Report on the Mollusca, part II. Gastropoda and Scaphopoda. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.,* **18** : 1-492.

— 1927. — Small shells from dredgings off the southeast coast of the United States by the United States Fisheries Steamer « Albatross » in 1885 and 1886. *Proc. U.S. natn Mus.,* **70** (26667); 1-134.

HEDLEY, C., 1907. — The Results of Deep Sea Investigation in the Tasman Sea. II. The Expedition of the « Woy Woy ». 2 — Mollusca from eight hundred fathoms, thirty-fives miles of Sydney. *Rec. Aust. Mus.,* **6** (5) : 356-364.

LOZOUET, P., 1986. — Les Gastéropodes Prosobranches de l'Oligocène supérieur du bassin de l'Adour (Systématique, Paléoenvironnements, Paléoclimatologie, Paléobiogéographie). Mémoire ÉPHÉ (Paris), 475 p.

PONDER, W., 1985. — A review of the genera of the Rissoidae. *Rec. Aust. Mus.*, suppl. **4** : 1-221.

ROMER, N. S., et D. R. MOORE, 1988. — A new species of *Alvania* (Rissoidae) from the West Indian Region. *The Nautilus,* **102** (4) : 131-133.

TAVIANI, M., 1975. — Osservazioni sull *Alvania heraelaciniae* Ruggieri. *Conchiglie,* **11** : 205-210.

THIELE, J., 1925. — Gastropoda der Deutschen Tiefsee-Expedition, 2. *Dt. Tiefsee-Exped.,* **17** (2) : 35-382.

WATSON, R. B., 1886. — Report on the Scaphopoda and Gasteropoda collected by H.M.S. « Challenger » during the years 1873-1876. *Rep. scient. Res. Challenger Exped., Zool.,* **42** : 1-756.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, n° 2 : 329-347.

New taxa and new records of Indo-Pacific species of *Murex* and *Haustellum* (Gastropoda, Muricidae, Muricinae)

by Roland HOUART

Abstract. — Some species of *Murex* and *Haustellum* are discussed and have their geographical range extended. One species *Murex protocrassus*, and one subspecies, *Haustellum dentifer coriolis*, are described from New Caledonia, and one subspecies, *Haustellum gallinago fernandesi*, is described from Mozambique.

Résumé. — Depuis la révision des espèces indo-ouest Pacifiques de *Murex* et *Haustellum* par PONDER et VOKES (1988), de nombreux spécimens sont parvenus pour étude à l'auteur. Une espèce, *Murex protocrassus*, et une sous-espèce, *Haustellum dentifer coriolis*, sont décrites de la région néo-calédonienne, et une sous-espèce, *Haustellum gallinago fernandesi*, est décrite du Mozambique. Des données nouvelles sur la répartition géographique d'autres espèces sont présentées.

R. HOUART, *St. Jobsstraat, 8, B-3330 Landen (Ezemaal), Belgium. Research Associate at the Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.*

INTRODUCTION

Since the revision of the Indo-West Pacific species of *Murex* and *Haustellum* by PONDER and VOKES (1988), several range extensions of described taxa, and some new taxa have been made available to the author. Included are some east African species of *Haustellum*, mostly off Mozambique, and species of *Murex* and *Haustellum*, recently dredged in the New Caledonian region, and now housed in the Muséum national d'Histoire naturelle. All species are discussed or described in this paper.

Abbreviations used in the text

AMS : Australian Museum, Sydney.
IRSNB : Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles.
MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
NM : Natal Museum, Pietermaritzburg.
SAM : South African Museum, Cape Town.
sp(s) : live taken specimen(s); sh(s) : empty shell(s).

SYSTEMATIC ACCOUNT

Family MURICIDAE Rafinesque, 1815

Subfamily MURICINAE Rafinesque, 1815

Genus **MUREX** Linné, 1758

Subgenus **Murex** s.s

Murex (Murex) protocrassus n. sp.
(Figs 1-3, 26)

MATERIAL EXAMINED. — Only known from the type material.

TYPE MATERIAL. — Chesterfield, 19°42′ S, 158°30′ E, 250 m, 21 May 1979, 1 sh., MNHN (paratype); Coral Sea, Chesterfield, R.V. « Coriolis », MUSORSTOM 5, stn 345, 19°40′ S, 158°32′ E, 305-310 m, BOUCHET, MÉTIVIER & RICHER coll., 16 October 1986, 1 sh., MNHN (holotype); Coral Sea, Chesterfield, R. V. « Coriolis », MUSORSTOM 5, stn 348, 19°36′ S, 158°32′ E, 260 m, BOUCHET, MÉTIVIER & RICHER coll., 17 October 1986, 1 sh., MNHN (paratype).

TYPE LOCALITY. — Coral Sea, Chesterfield, 19°40′ S, 158°32′ E, 305-310 m.

DESCRIPTION

Shell medium-sized for the genus, all examined shells partially broken. Length of the holotype of 57 mm. Spire low to moderately high with 1,75-2 protoconch whorls, and 5-6 bulbous and angulate teleoconch whorls. Protoconch rounded, broad and smooth. Suture impressed. Axial ornamentation of first and second teleconch whorls consisting of 15 low ridges. From third whorl, these ridges change into 3 varices, and 2-3 intervarical low ridges. Presence of numerous, narrow, axial lamellae. Varices ornamented with 3 open spines of which shoulder one longest. Previous whorls with a single short shoulder spine. Last varix with folded webbing between second and third spine, and between third spine and the base of siphonal canal. Spiral sculpture of 3 low cords, joining the varical spines, forming small knobs at the intersection with axial ridges. Presence of 2-3 very low spiral threads, only observable on the varices, otherwise indistinct.

Aperture large and ovate. Columellar lip smooth, erect anteriorly and posteriorly adherent to the shell. Anal notch narrow and deep. Outer lip crenulated and slightly erect. Inner part of outer lip very briefly lirate, otherwise smooth. Siphonal canal long, open, and straight, with apparently (partly broken) 2-3 short, anteriorly bent spines.

Shell whitish with some light brown traces on the spiral cords and dorsal part of spines. Operculum and animal unknown.

REMARKS

The new species belongs to what PONDER & VOKES (1988) call the *Murex brevispina* group, consisting of *Murex* (*Murex*) *brevispina* with its subspecies *brevispina* Lamark, 1822; *macgillivrayi* Dohrn, 1862; *senilis* Jousseaume, 1874, and *ornamentalis* Ponder & Vokes, 1988. The decision to treat the Chesterfield population as a species instead of a subspecies of *M.* (*M.*) *brevispina* is mainly based on the protoconch. The big protoconch of *M. protocrassus* indicates intracapsular larval development, while *brevispina* has an almost five to six times much smaller protoconch, probably indicating lecithotrophic larval development. Other shell differences consist in the more numerous axial ridges of first teleoconch whorls; the more spinose siphonal canal; the fewer spiral cords on last teleoconch whorl, and the presence of numerous axial lamellae.

Genus **HAUSTELLUM** Schumacher, 1817

PONDER & VOKES (1988) used the genus *Haustellum* for species previously assigned to *Murex* s.s. by other workers. This genus includes all species with a non-muscular pallial vas deferens, whereas species of *Murex* s.s. have a muscular tube (PONDER & VOKES, 1988 : 10). Otherwise, as with other genera of the Muricidae, few anatomical differences separate the two genera.

On shell characters, species of *Haustellum* differ from *Murex* s.s. by the absence of the labral tooth and by the fewer or absent varical spines (PONDER & VOKES, 1988). Nevertheless, they can be separated into two distinct groups : the first containing all species with a globose and spineless last whorl, rounded varices, large, roundly-ovate aperture with a raised peristome and projecting inner lip, and a long, slender, spineless (or almost spineless) siphonal canal. This group includes *Haustellum haustellum haustellum* (Linné, 1758) and the two nominal species tentatively synonymised by PONDER & VOKES (1988) [*H. kurodai* (Shikama, 1964) and *H. vicdani* Kosuge, 1980]; *H. haustellum longicaudus* (Baker, 1891); *H. fallax* (Smith, 1901) and *H. wilsoni* D'Attilio & Old, 1971. The second group includes all remaining species without labral tooth but more similar in appareance to *Murex* s.s. or *Siratus* Jousseaume, 1880.

To make the distinction between both "groups" they are considered here as *Haustellum* s.s. and *Haustellum* s.l.

GROUP 1 : *Haustellum* s.s.

Haustellum haustellum longicaudus (Baker, 1891)
(Figs 12-13, 29)

Murex haustellum var. *longicaudus* Baker, 1891 : 56.

MATERIAL EXAMINED. — Malajus, Ethiopia, Red Sea, 37-46 m, coll. R. HOUART, 1 sp.; Aden, Abyan shore, Gulf of Aden, Wilhelm-Pieck-Universität, Rostock, DDR, 2 shs; Gulf of Aden, 12°51′ N, 45°08′ E, 20 m, Wilhlem-Pieck-Universität, Rostock, DDR, 1 sp.; Gulf of Aden, 40-50 m, coll. R. HOUART, 1 sh.

Remarks

PONDER & VOKES (1988 : 90) mentioned the specimen illustrated here in a footnote. This subspecies is different from the nominal subspecies *haustellum* (Linné, 1758) (fig. 31) in having a shell with bulbous protoconch of 2 to 2.5 whorls with heavy and broad terminal varix, only slightly intraspecifically variable in the examined specimens (fig. 29). The spire whorls are more convex, only shallowly shouldered. The axial and spiral sculpture are more delicate and attenuated while the aperture is white. The subspecies is apparently confined in the southern part of the Red Sea and adjacent regions.

The name *H. longicaudus* has been incorrectly applied to specimens usually called *Haustellum kurodai* (Shikama, 1964) from Japan and the Philippine Islands [KAICHER (1973 : card 124); FAIR (1976 : 55, pl. 4, fig. 50); ABBOTT & DANCE (1982, text fig.)].

Haustellum fallax (Smith, 1901)
(Figs 17, 30)

Murex fallax Smith, 1901 : 113, pl. 1, fig. 9.
Haustellum haustellum fallax (Smith, 1901) : PONDER & VOKES, 1988 : 90, figs 46E, F; 47; table 34.

MATERIAL EXAMINED. — Off Natal, South Africa, coll. R. HOUART, 1 sh; off Cabo das Correntes, north Inhambane, Mozambique, 150 m, coll. C. P. FERNANDES, 1 sh; between Cabo das Correntes and Zavora Point, Mozambique, 150-175 m, coll. R. HOUART, 1 sh.

REMARKS

This species is included here to record a minor geographical range extension. Known before only from off Natal, South Africa, it was considered by PONDER & VOKES (1988 : 90) to be a subspecies of *H. haustellum* (Linné, 1758) (fig. 22). I prefer to treat these taxa as separate species, due to their different larval development (BOUCHET, 1989), planktotrophic for *H. haustellum* (fig. 31) and non-planktotrophic (probably intracapsular) for *H. fallax* (fig. 30).

Haustellum sp.
(Figs 14-16, 32)

MATERIAL EXAMINED. — Dar-es-Salaam, Tanzania, June 1982, coll. R. HOUART, 6 shs; Madagascar (no other data), coll. R. HOUART, 1 sp.; Sinda, Tanzania, 1980 (market), coll. A. LESAGE, 2 shs; Tanzania, 1982, coll. A. LESAGE, 1 sh.

REMARKS

There are apparently 3 populations of *Haustellum* s.s. off Mozambique and possibly 3 different species : *Haustellum haustellum haustellum* (Linné, 1758), *Haustellum fallax* (Smith, 1901) and the *Haustellum* sp. discussed here.

The protoconch of the present shell, consists of 2.5 glossy and smooth whorls, and differs from that of *H. haustellum haustellum* in being more elongate, angulate, and apparently non-carinate (only one protoconch examined). The shell is quite easy to differentiate : the two or three intervarical axial ribs are heavy and broad; the spiral threads are shallow and the siphonal canal is smooth. It has a whitish aperture with light yellow or pink traces on the inner lip and on the lirations of the inner side of the outer lip; the shell is darker coloured than in *H. haustellum*, with bluish-black blotches on whorls and siphonal canal. It is also different from *Haustellum haustellum longicaudus* (Baker, 1891) [and from other forms synonymised by PONDER & VOKES (1988) with *H. haustellum haustellum* (Linné, 1758) : *H. kurodai* (Shikama, 1964) and *H. vicdani* Kosuge, 1980], being separated by its broad and heavy intervarical ridges, a character which recalls *H. fallax*. It can be separated from *H. fallax* by its different protoconch (compare figs 32 and 30), smooth siphonal canal, coloured aperture and different coloration of the shell, *H. fallax* being mostly uniformly brown coloured. Adult shells of *Haustellum* sp. measure from 73 to 94 mm in length.

More specimens, if possible with shell with intact protoconch, would be welcome to support and confirm these differences.

GROUP 2 : *Haustellum* s.l.

Haustellum dolichourus Ponder & Vokes, 1988
(Fig. 18)

Haustellum dolichourus Ponder & Vokes, 1988 : 105, figs, 50L-N; 68H; 72E; 79A; 88F; 89H; Table 43.

MATERIAL EXAMINED. — Zululand : of Point Durnford, 29°05′ S, 32°09′ E, 142 m, mud, dredged R.V. "Meiring Naudé", 10 June 1987, 1 sp., NM D7800; Zululand : N.E. of Leven Point, 27°55′ S, 32°37′ E, 42-50 m, pennatulids, dredged R.V. "Meiring Naudé", 9 June 1988, 1 sp., NM E4416.

REMARKS

Mentioned and illustrated here for its range extension. The species was initially reported from several localities, but in the western Indian Ocean only from northern Madagascar, Mauritius and Reunion islands.

Haustellum purdyae (Radwin & D'Attilio, 1976)
(Figs 20-23, 24-25, 33, 34-35)

Murex purdyae Radwin & D'Attilio, 1976 : 229, figs 177-179.
Haustellum purdyae (Radwin & D'Attilio, 1976) : PONDER & VOKES, 1988 : 117, figs 58, 61.

MATERIAL EXAMINED. — Off Cape Natal, Southern Africa, 2 shs, SAM A8833, SAM A8834; Natal, Southern Africa, 1 sp., coll. R. HOUART; Cabo das Correntes, North Inhambane, Mozambique, 150 m, 1 sp., coll. C. P. FERNANDES; between Cabo das Correntes and Zavora Point, Mozambique, 150-175 m, 1 sp., coll. R. HOUART.

REMARKS

The occurence of specimens in southern Mozambique is a northern extension of the known range of this species which was previously known only from off Natal, Soutg Africa. The only differences between the shell of typical South African specimens and that of the juvenile from off Mozambique are the finer and more numerous spiral threads on teleoconch whorls in the South African specimens, PONDER & VOKES (1988 : 117) described the spiral ornamentation of the last whorl and siphonal canal as being covered with alternating indistinct major and minor cords, this character can be observed on South African specimens and on one adult shell from off Mozambique (fig. 23). The last whorl of a juvenile South African specimen illustrated here (SAM A8833) bears 5 spiral cords and 30 or 31 shallow and small irregular spiral threads (fig. 24-25), while the last whorl of the juvenile specimen from off Mozambique has 4 spiral cords and only 15 broad spiral threads (fig. 20-22), these being only slightly narrower than the cords.

The species probably has intracapsular development, and it is frequent in such species to see differences in the size and form of the paucispiral protoconch (BOUCHET, 1987). The fewer, larger, and more regular spiral threads in the Mozambique shell may be significant, however, as spiral sculpture is generally rather stable intraspecifically.

However, more material is required before a decision about the taxonomic status of this specimen can be made.

Haustellum dentifer coriolis n. subsp.
(Figs 8-10, 27)

MATERIAL EXAMINED. — **South of New Caledonia** : R.V. "Alis", SMIB 4, stn DW 43, 24°47′S 168°09′E, 235-245m, 8 March 1989, 1 sp., MNHN; R.V. "Alis", SMIB 4, Stn DW 44, 24°46′S, 168°08′E, 270-300m, 8 March 1989, 1 sh., MNHN; R.V. "Alis", SMIB 4, stn DW 45, 24°46′S, 168°09′E, 245-260m, 8 March 1989, 1 sp., MNHN; R.V. "Alis", SMIB 4, stn DW 55, 23°21′S, 168°05′E, 9 March, 1989, 1 sh., MNHN; R.V. "Coriolis", CHALCAL 2, stn DW 71, 24°42′S, 168°10′E, 230m, 27 October 1986, 3 shs, 2 sp., MNHN; R.V. "Coriolis", CHALCAL 2, stn DW 83, 23°20′S, 168°06′E, 200m, 31 October 1986, 1 sh.; New Caledonia, R.V. "Jean-Charcot", BIOCAL, stn CP 84, 20°43′S, 167°01′E, 150-210m, 6 September 1985. — **N.E. New Caledonia, Programme "lagon"** : Secteur de Poindimié, stn 830, 20°49′S, 165°19′E, 105-110m, 10 January 1987, 1 sh., MNHN. — **Loyalty ridge, New Caledonia** : R.V. "Alis", MUSORSTOM 6, stn DW 442, 20°54′S 167°17′E, 200m 19 February 1989, 1 sh., MNHN; R.V. "Alis", MUSORSTOM 6, stn DW 452, 21°00′S, 167°25′E, 300m, 20 February 1989, 1 sh., MNHN; R.V. "Alis", MUSORSTOM 6, stn DW 453, 21°00′S, 167°27′E, 250m, 20 February 1989, 1 sh., MNHN; R.V. "Alis", MUSORSTOM 6, stn DW 461, 21°06′S, 167°26′E, 240m, 21 February 1989, 5 sps; MNHN; R.V. "Alis", MUSORSTOM 6, stn DW 462, 21°05′S, 167°27′E, 200m, 21 February 1989, 2 shs, MNHN. All collected by BOUCHET, MÉTIVIER and RICHER DE FORGES.

TYPE MATERIAL. — Holotype MNHN, CHALCAL 2, stn DW 83, 59.2 × 27.5mm; 3 paratypes MNHN, CHALCAL 2, stn DW 71; 1 paratype AMS C159080, stn DW 71; 1 paratype NM K6303/T233, stn DW 71, 1 paratype coll. R. HOUART, SMIB 4, stn DW 43; 1 paratype MNHN, SMIB 4, stn 44; 1 paratype NMNZ MF.49871, SMIB 4, stn DW 45; 1 paratype MNHN, stn DW 55.

TYPE LOCALITY : South of New Caledonia, 23°20′S, 168°06′E, 200m.

DESCRIPTION

Shell small to medium-sized for genus, up to 68.2mm in length (stn DW 461, MNHN). Spire high, consisting of 2 protoconch whorls and 7 rounded, convex teleoconch whorls. Suture slightly appressed. Protoconch glossy and rounded, sometimes keeled anteriorly, 2-3 first teleoconch whorls with 9-11 axial ribs; last whorl axially ornamented with 3 rounded and spineless varices and 2-3 intervarical axial ridges; usually third ridge weak when present. Spiral sculpture of 12 low, rounded primary cords, 2 of these on the shoulder; 2-3 low, shallow threads between each pair of cords. Aperture rounded; columellar lip flaring, with 3 to 4 folds anteriorly. Anal notch large, shallow. Outer apertural lip erect with 10-12 lirations interiorly.

Siphonal canal long, spineless, narrowly open, ornamented with 13-14 strong spiral cords. Shell white to light brown, spiral cords and upper part of siphonal canal usually light brown coloured. Operculum brown, with 6 concentric ridges and subapical nucleus.

REMARKS

The shell of this new subspecies is distinguished from that of the nominal subspecies *Haustellum dentifer dentifer* Watson, 1883, known from Southern Japan to Western Papua

New Guinea and in the Java Sea, by differences on the siphonal canal, the typical subspecies having 13-21 irregular spiral cords and threads instead of the 13-14 strong cords for the new subspecies. Moreover *H. dentifer dentifer* has thicker and more developed varices, stronger spiral and axial sculpture, a higher and more acute spire and impressed suture. *H. dentifer coriolis* begin to develop axial varices on the third or fourth teleoconch whorl, having 9-11 axial ribs on previous whorls, while the typical subspecies shows 12-13 axial ribs on first and second teleoconch whorls, beginning to develop axial varices on third, or even on second teleoconch whorls.

H. gallinago (Sowerby, 1903) has a spinose shell with sharper varices, whereas the shell of *H. dentifer coriolis* has a more flaring columellar lip, and a lower spire. The spiral sculpture of the siphonal canal of *H. dentifer coriolis* is different, compared to the ornamentation of *H. gallinago* which consists of 3 low cords and 6-7 low and shallow threads. The siphonal canal of *H. dentifer coriolis* is spineless while bearing 1-2 webbed, open spines in *H. gallinago*. The almost identical protoconch of both forms has a small, sharp terminal varix in *C. gallinago*, but the varix is obsolete or very weak in *H. dentifer coriolis* n. subsp.

The other species with which *H. dentifer coriolis* could be confused are *H. kiiensis* (Kira, 1959) and *H. hirasei* (Hirase, 1915) both of which differ in having a shell with multispiral protoconch. The most similar of these two taxa, *H. hirasei* (fig. 19), differs only in two other characters : the spiral cords on the siphonal canal are more irregular and more numerous, and it has a shell with partially sealed siphonal canal while *H. dentifer coriolis* has a narrowly open siphonal canal, but never sealed, even partially.

Haustellum gallinago fernandesi n. subsp.

(Figs 4-7, 28)

MATERIAL EXAMINED. — Off Quissico, between Boa Paz and Zavora Point, 93-112 m, Mozambique, 3 sps; off Quissico, 90-120 m, Mozambique, 2 sps.

TYPE MATERIAL. — Holotype MNHN : 63.2 × 23.5 mm, 1 paratype AMS C159081; 1 paratype NM K5761/T 192; 1 paratype coll. C. P. FERNANDES; 1 paratype coll. R. HOUART.

TYPE LOCALITY. — Off Quissico (between Boa Paz and Zavora Point), ca. 24°05′ S, 34°50′ E, 93 to 112 m, rocks, coral and sponges, Mozambique.

DESCRIPTION

Shell medium-sized for the genus, up to 63.2 mm (holotype). Spire high and acute, consisting of 1.75 to 2.25 protoconch whorls, and 7 teleoconch whorls. Suture impressed. Protoconch globose and glossy, ending a strong, erect terminal varix. Axial ornamentation on first teleoconch whorl consisting of 10-13 axial ribs; 10-12 on second whorl. Last whorl axially ornamented with 3 rounded and strong, heavy varices and 2 strong axial ribs between each varix. Varices with a single, small, narrowly open spine on the shoulder. Spiral sculpture of 33-35 almost equi-sized, rounded cords, 7-8 on the shoulder. Aperture broadly-ovate. Columellar lip weakly lirate anteriorly on the holotype, strongly lirate on the illustrated and other

subadult specimens, erect anteriorly and slightly adherent to shell posteriorly. Anal notch broad and shallow. Outer apertural lip erect, crenulate, inner side with 6-7 weak lirations.

Siphonal canal long, narrowly open, spineless, except for 2 small, open spines on its base. Colour cream, with some brown coloured spiral cords and 3 darker spiral bands at the shoulder, the periphery and base of last whorl (no darker bands in subadult specimens). Operculum and animal unknown.

Remarks

Few poorly-preserved specimens of so-called *H. gallinago* were examined from off Mozambique by Ponder & Vokes (1988 : 109). The authors observed almost identical shell features but were not convinced they were the same species. The examined shells were most probably the same as the new subspecies described here. *H. g. fernandesi* differs from the nominal form, known from Southern Japan to Borneo, in having more rounded varices, more regular and more numerous spiral threads (33-35 in *H. gallinago fernandesi* and 9-14 in the nominal subspecies), and an almost spineless shell. The intervarical axial ornamentation of the last teleoconch whorl consists of 2 strong ribs while generally consisting of 2-3 weaker ones in *H. gallinago*.

H. dentifer has a more rounded shell, more axial ribs, stronger varices, fewer spiral threads and more globose last whorl. *H. kiiensis, H. hirasei*, and *H. dolichourus* all differ in having a shell with multispiral protoconch, denoting probably a planktotrophic larval development.

The species is named for Mr. C. P. Fernandes (Cascais, Portugal) who sent these specimens to the author for examination.

Acknowledgements

I am most indebted to Mr. C. P. Fernandes (Cascais, Portugal) for the material from Mozambique and for his information about the Mozambique localities, to Dr. P. Bouchet (Muséum national d'histoire naturelle, Paris) for the loan of New Caledonian material, to Dr. R. N. Kilburn (Natal Museum) and Dr. J. Pether (South African Museum) for the loan of additional material, and to Mrs. A. Lesage (Brussels) for the loan of specimens. Prof. E. H. Vokes (Tulane University), P. Bouchet, and Dr. W. F. Ponder (Australian Museum), made remarks and suggestions on the manuscript.

REFERENCES

Abbott, R. T., & S. P. Dance, 1982. — Compendium of Seahells. New York, i-x, 1-411.

Bouchet, P., 1987. — La protoconque des gastéropodes. Muséum d'Histoire Naturelle and Université Pierre Curie, Paris. 181 p.

— 1989. — A review of poecilogony in gastropods. *J. Moll. Stud.*, **55** : 67-78.

Fair R. H., 1976. — The *Murex* Book, an illustrated catalogue of Recent Muricidae (Muricinae, Muricopsinae, Ocenebrinae). Honolulu. 1-138, 23 pls.

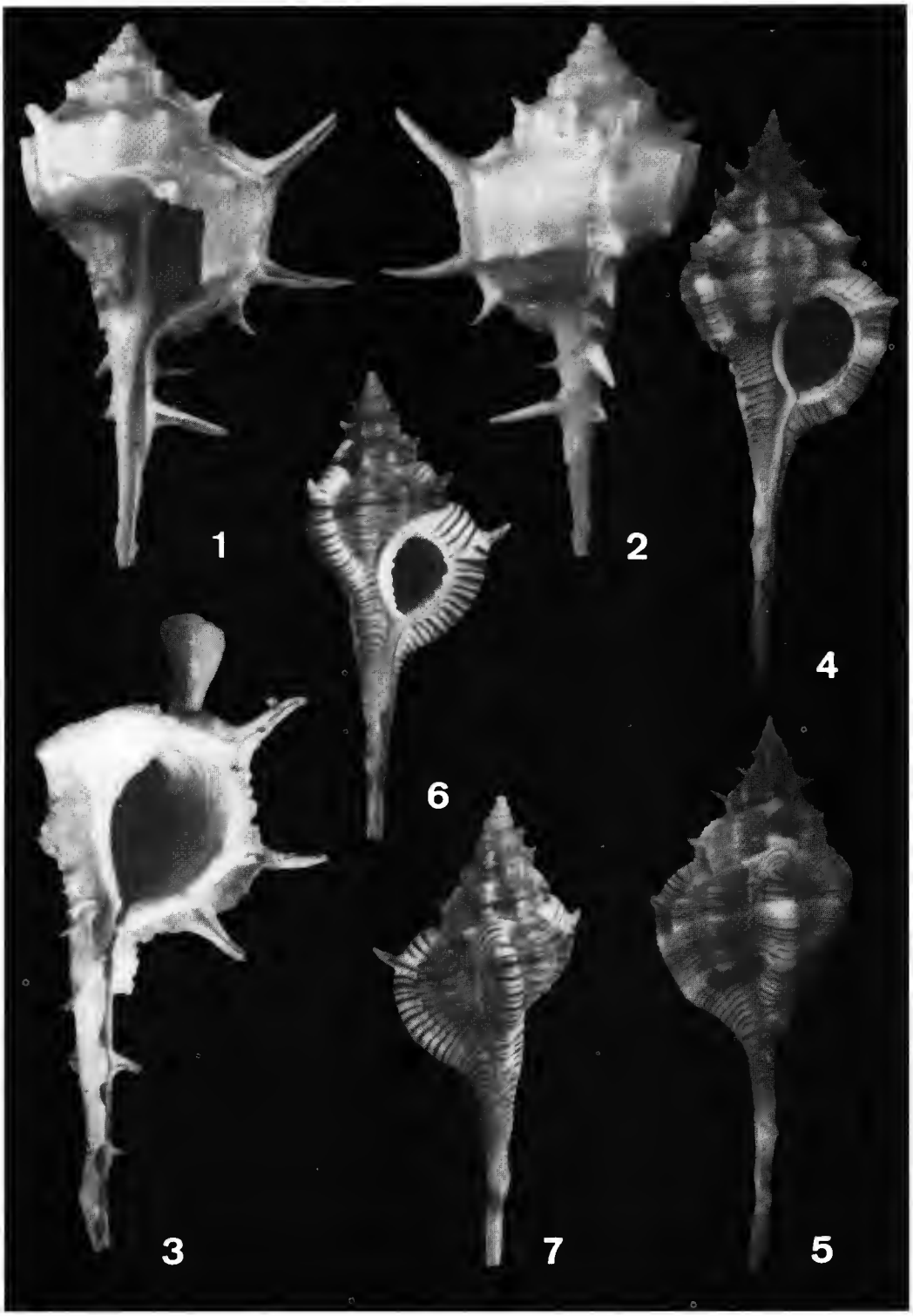
Kaicher, S. D., 1973. — Card-catalogue of world-wide shells, Muricidae I. Privatly publ. St. Petersburg, Florida.

Ponder, W. F., & E. H. Vokes, 1988. — A revision of the Indo-West Pacific fossil and Recent species of *Murex* s.s and *Haustellum* (Mollusca : Gastropoda : Muricidae). *Rec. Aust. Mus.*, Suppl. **8** : 1-160.

FIGURES 1-7.

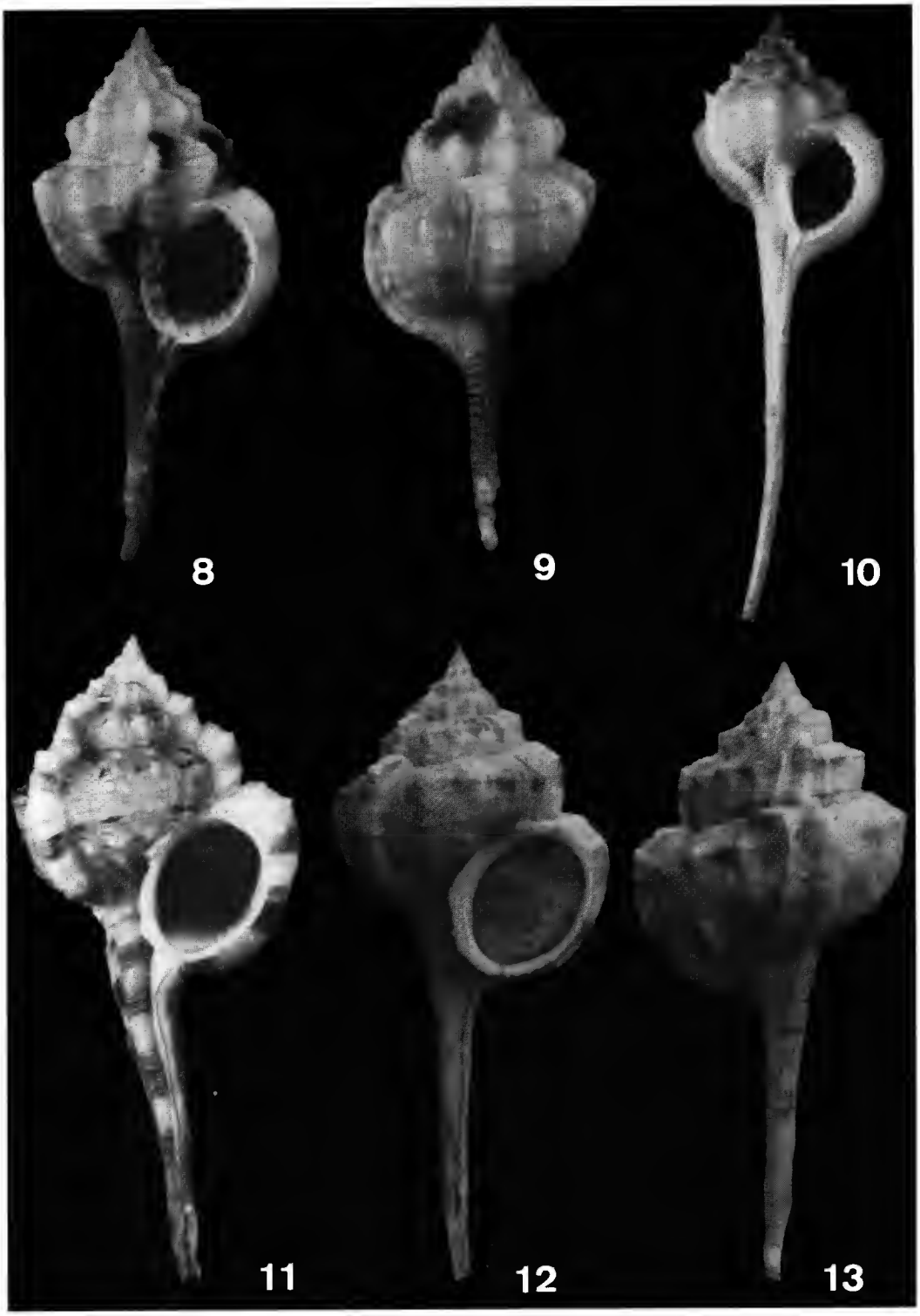
1-3 — *Murex* (*Murex*) *protocrassus* n. sp., New Caledonia : 1-2, holotype MNHN, 57 mm ; 3, paratype MNHN, 66.5 mm.

4-7 — *Haustellum gallinago fernandesi* n. subsp., Mozambique : 4-5, holotype MNHN, 63.2 mm ; 6-7, paratype coll. R. HOUART, 40 mm.


1
2
4
6
3
7
5

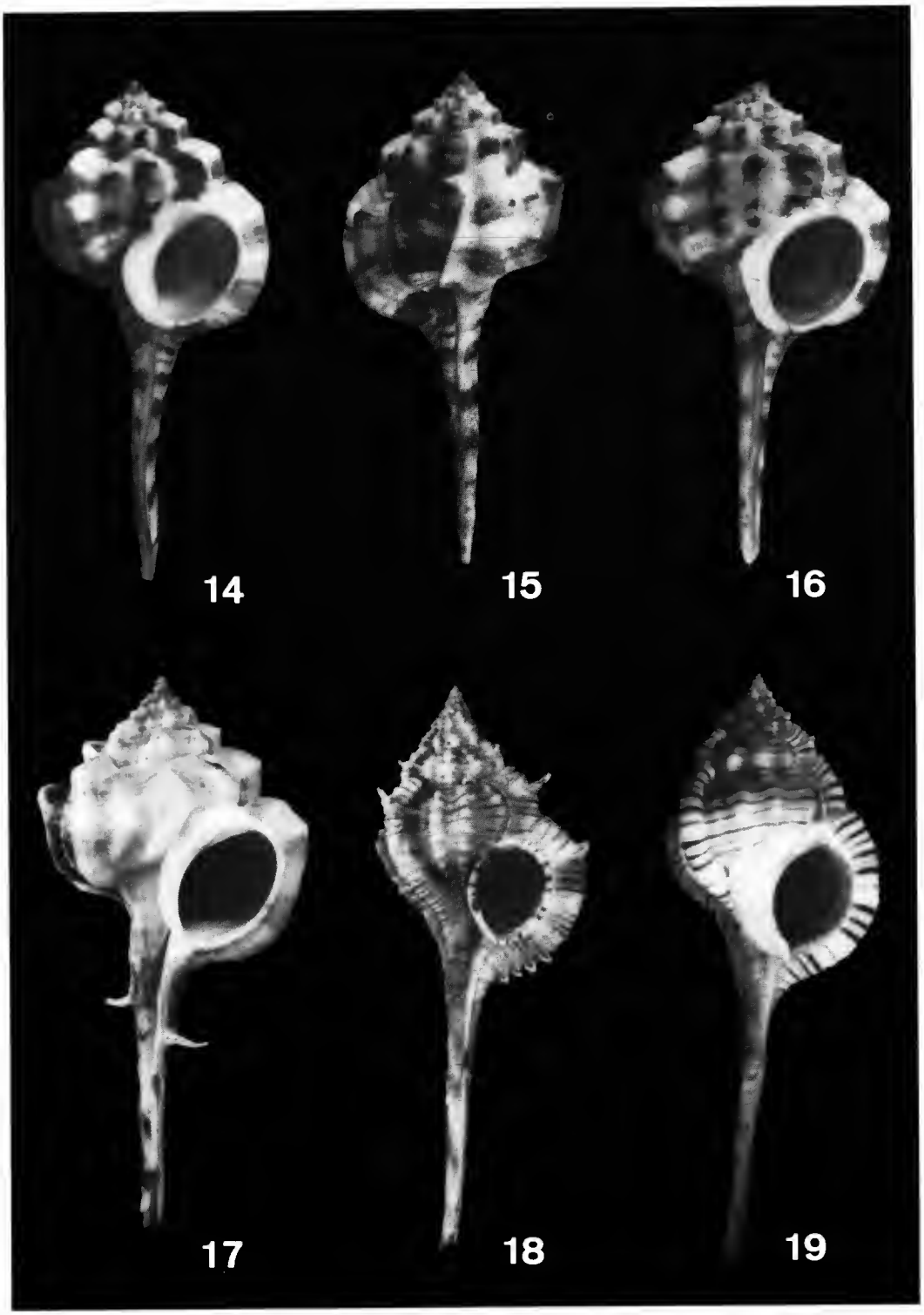
FIGURES 8-13.

8-10 — *Haustellum dentifer coriolis* n. subsp., New Caledonia : 8-9, holotype MNHN, 59.2 mm ; 10, MUSORSTOM 6, stn. DW461, MNHN, 68.5 mm.
11 — *Haustellum haustellum haustellum* (Linné, 1758). Mozambique, coll. R. HOUART, 92.1 mm.
12-13 — *Haustellum haustellum longicaudus* (Baker, 1891). Ethiopia, coll. R. HOUART, 86.5 mm.


8
9
10
11
12
13

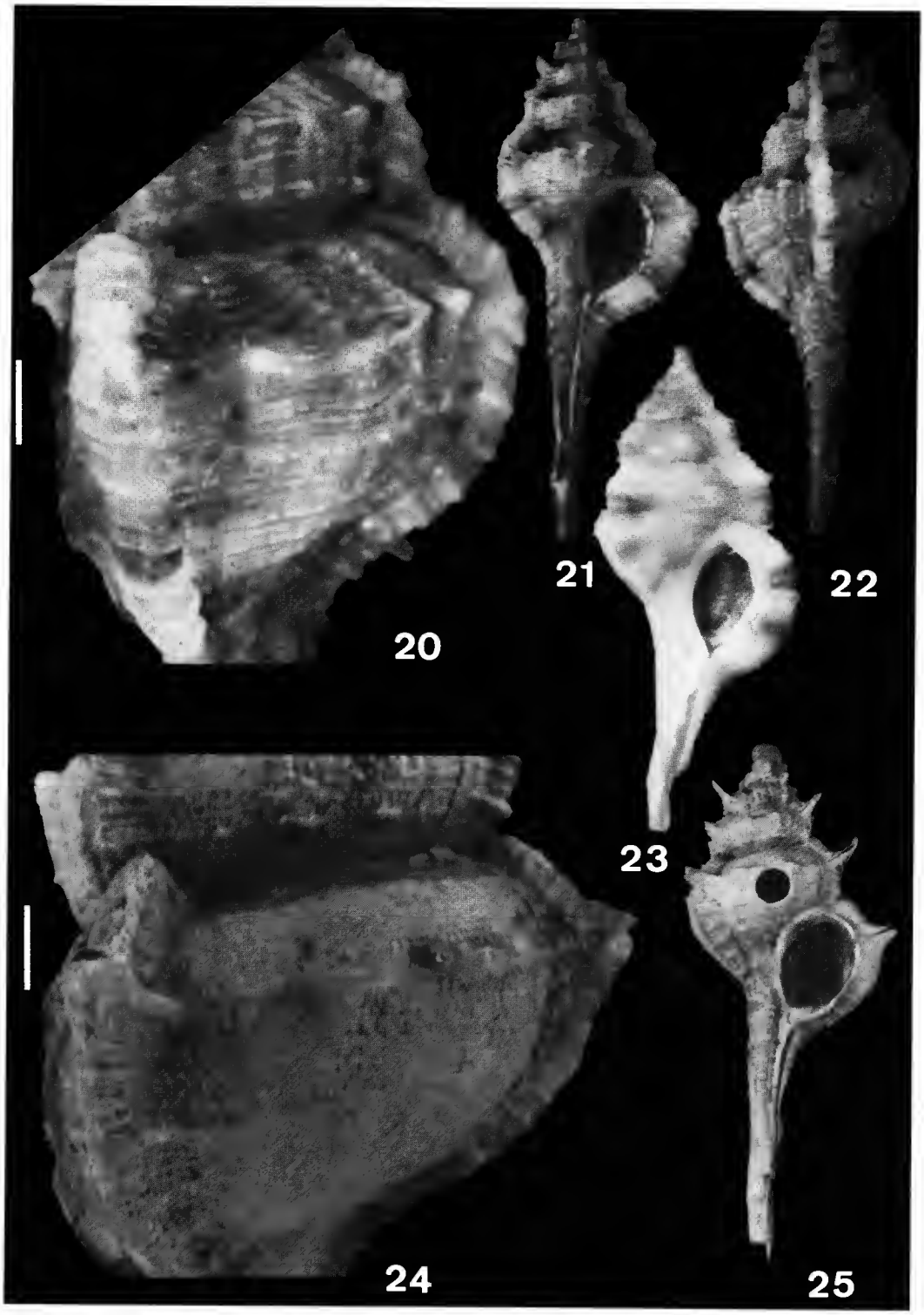
FIGURES 14-19.

14-16 — *Haustellum* sp. Mozambique : 14-15, coll. R. HOUART, 94 mm ; 16, coll. R. HOUART, 90.5 mm.
17 — *Haustellum fallax* (Smith, 1901), Mozambique, coll. R. HOUART, 78.5 mm.
18 — *Haustellum dolichourus* Ponder & Vokes, 1988, Zululand, South Africa, NM E4416, 67.1 mm.
19 — *Haustellum hirasei* (Hirase, 1915). New Caledonia, MNHN, 81.8 mm.


14
15
16
17
18
19

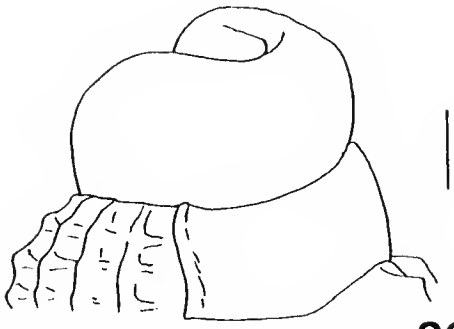
FIGURES 20-25 (scales bars : 1 mm).

20-22 — *Haustellum* cf. *purdyae* (Radwin & D'Attilio, 1976), Mozambique , coll. C. P. FERNANDES, 31.1 mm.
23-25 — *Haustellum purdyae* (Radwin & D'Attilio, 1976) : 23, Mozambique, coll. R. HOUART, 48.1 mm ; 24-25, South Africa, SAM A8833, 36,1 mm.

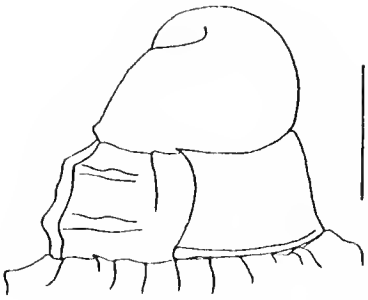

20
21
22
23
24
25

FIGURES 26-35 : protoconchs (scale bars : 0.5 mm).

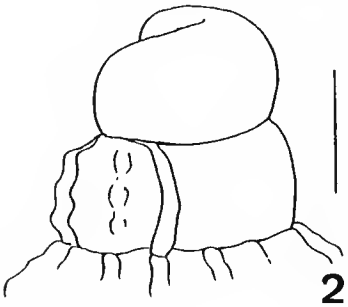
26 — *Murex* (*Murex*) *protocrassus* n. sp. New Caledonia, holotype MNHN.
27 — *Haustellum dentifer coriolis* n. subsp. New Caledonia, paratype MNHN.
28 — *Haustellum gallinago fernandesi* n. subsp. Mozambique, paratype coll. R. HOUART.
29 — *Haustellum haustellum longicaudus* (Baker, 1891). Ethiopia, coll. R. HOUART (illustrated in figs 12-13).
30 — *Haustellum fallax* (Smith, 1901). Mozambique, coll. R. HOUART (illustrated in fig. 17).
31 — *Haustellum haustellum haustellum* (Linné, 1758). New Caledonia, MNHN.
32 — *Haustellum* sp. Madagascar, coll. R. HOUART.
33 — *Haustellum* cf. *purdyae* (Radwin & D'Attilio, 1976). Mozambique, coll. C. P. FERNANDES (illustrated in figs 20-22).
34-35 — *Haustellum purdyae* (Radwin & D'Attilio, 1976). South Africa, SAM A8833 (illustrated in figs 24, 25).



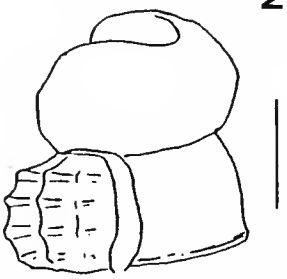
26



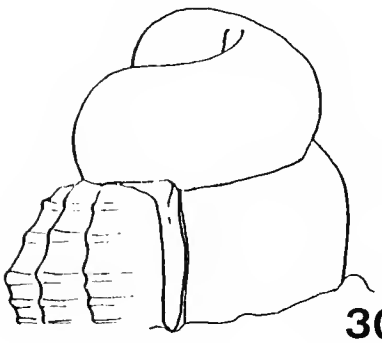
27



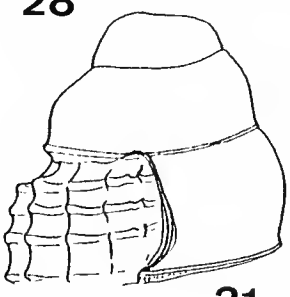
28



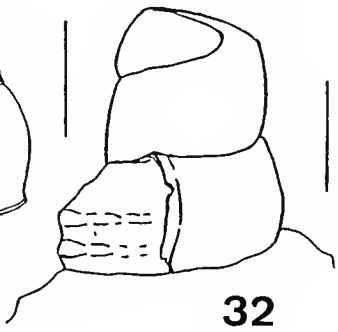
29



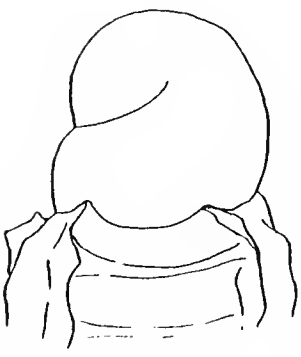
30



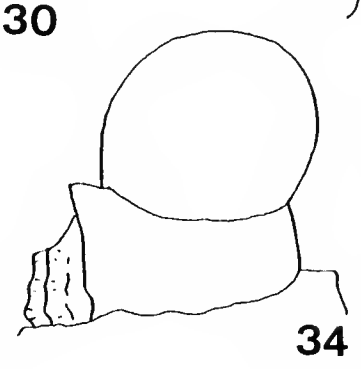
31



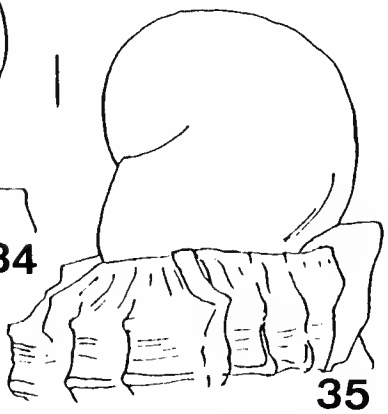
32



33



34



35

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, n° 2 : 349-363.

Four new species of Condylocardiidae from Cape Verde Islands

by Carmen SALAS and Emilio ROLÁN

Abstract. — Four new species of the family Condylocardiidae (Bivalvia) from Cape Verde Islands are described : *Condylocardia bravensis* n. sp., *Condylocardia tridacniformis* n. sp., *Condylocardia carditoides* n. sp. and *Condylocardia verdensis* n. sp. The four species are endemic to the archipelago and have been found in sand bottom with shell debris, from 1 to about 20 m depth. Incubating larvae have been observed in *C. bravensis*.

Résumé. — Quatre espèces nouvelles de la famille Condylocardiidae (Bivalvia) sont décrites des îles du Cap Vert : *Condylocardia bravensis* n. sp., *Condylocardia tridacniformis* n. sp., *Condylocardia carditoides* n. sp. et *Condylocardia verdensis* n. sp. Ces quatre espèces sont endémiques de l'archipel et ont été trouvées dans du sable coquillier, entre 1 et 20 m de profondeur. L'incubation des larves a été observée chez *C. bravensis*.

C. SALAS, *Dept. Biologia Animal, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga, E-29071 Málaga, Spain.*
E. ROLÁN, *Cánovas del Castillo, 22-5°F, E-36202 Vigo (Pontevedra), Spain.*

The family Condylocardiidae was defined by BERNARD (1897) to include very small to minute bivalves, believed to represent neotenic stages. Their protoconchs are rather large in relation to shell size, and the larvae are incubated in all species where development is known.

This family is mostly distributed in the Indopacific and Australian areas with many genera and species. There are also a few species in America (Panamic and Caribbean region). In the tropical West African area only two species of Condylocardiidae are referred to in the literature : *Carditopsis dartevellei* Nicklès, 1952 and *Cuna gambiensis* Nicklès, 1955 ; the former as a subfossil from the Marine Quaternary of Port-Gentil, Gabon. In the Cape Verde Islands, Condylocardiidae had not been found by the numerous expeditions carried out there (ROCHEBRUNE, 1881 ; COSEL, 1982*a*, 1982*b*).

Recently, four species of Condylocardiidae, all belonging to *Condylocardia*, have been found by the second author on the archipelago. They could not be identified with existing species and are described here as new.

Abbreviations used in the text

BMNH : British Museum (Natural History), London, (now : Natural History Museum).
MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
MNCN : Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
IICT : Instituto de Investigação Cientifica Tropical (Centro de Zoologia), Libon.

Condylocardia bravensis n. sp.

TYPE MATERIAL : Holotype MNHN (2.0 mm length × 1.8 mm high), living specimen. Paratypes : 4 shells in MNHN; 2 shells in MNCN; 2 shells in IICT and 2 shells in BMNH. All type material is from Brava (no precise locality).

TYPE LOCALITY : Brava, Cape Verde Islands.

DESCRIPTION

Shell from 1.8-2 mm long, oval-subtrigonal, slightly longer than high, rather inflated, thick and solid. Beaks opisthogyrate, posterior to the vertical midline. Surface with 8-10 broad, low, rounded radial ribs, the central ones (1 to 3) usually not reaching the protoconch rim. There are also very fine, close-set, regular concentric striae over the whole surface of the teleoconch. Lunule and escutcheon large and well defined. Protoconch prominent, saucer-shaped, with fine, irregular radial striae and marked rim. Periostracum very thin, dull, pale yellowish to nearly colourless, persistent mostly between the concentric striae. Inner margin weakly denticulate according to the exterior sculpture. Ligament entirely internal, in rounded and about central resilium.

Hinge broad, with spondyliform hinge margin. Right valve with three cardinals; the two anteriors are divergent, joined proximally and reaching distally the lower margin of the cardinal area; the posterior cardinal is short and trigonal, not reaching the lower margin; one anterior and one posterior lateral, the anterior stronger. Left valve with three cardinals, the anterior prominent, oblique, not reaching the upper margin of the cardinal area and distally pointing to the lateral; second cardinal short and trigonal, not reaching the lower margin of the hinge; posterior cardinal elongate, pointing vertically; one anterior and one stronger posterior lateral.

Two suboval adductor muscle scars, about equal in size, beneath the distal part of lateral teeth. Pallial line entire.

Outside dull whitish to cream, inside white.

DISTRIBUTION : Known from Brava, São Tiago and Sal.

MATERIAL EXAMINED : **Brava** : The type material; 6 other lots (3 from Furna, 8 m, 3 without precision) with 61 specimens and shells and 22 valves. **Ilha do Sal** : 2 lots (1 from Mordeira and 1 without precision) with 9 shells and 2 valves. **São Tiago** : 2 lots (1 from Praia Baixa and 1 without precision) with 36 shells and 7 valves.

BIOTOPE : In sand with shell debris, in shallow water (5-8 m), not common.

DERIVATIO NOMINIS : The species is named after the island of Brava.

REMARKS

Five larvae in protoconch stage were found inside one specimen confirming that this species is incubatory. In *C. digueti* Lamy, 1916 from Baja California (specimens examined in

MNHN), which shows a superficial resemblance, all ribs (about 10) develop from the rim of the protoconch.

Condylocardia tridacniformis n. sp.

TYPE MATERIAL : Holotype MNHN (1.7 mm length × 1.3 mm high), living specimen. Paratypes : 2 shells in MNHN from Boavista (Sal Rei, 6 m); 2 shells in MNCN from Sal.

TYPE LOCALITY : Sal Rei, Boavista, Cape Verde Islands; in sand from 6 m depth.

DESCRIPTION

Shell very small, from 2.0-2.9 mm long, longer than high, thick and solid, very inflated, resembling a minute *Tridacna*. Outline oval-subtrigonal (young specimens) to somewhat rostrate posteriorly (adult specimens), the right valve always more rostrate. Beaks slightly opisthogyrate, about in the middle in juvenile specimens, in adults in front of the vertical midline. Surface with 9 widely spaced, strong and very prominent radial ribs which are crossed by concentric striae, forming small knobs and incisions on the radial ribs, especially on the marginal part of the valves. Lunule and escutcheon large, broad and deep, but with ill-defined edges. Protoconch small but prominent, with well-defined rim. Periostracum very thin, pale yellowish to colourless, persistent only near the margins. Inner margin strongly denticulate according to the external ribs. Ligament entirely internal, resilium somewhat rounded.

Hinge broad, with spondyliform hinge margin. Right valve with three cardinals; the two anteriors are divergent, joined proximally and reaching distally the lower margin of the cardinal area; posterior cardinal short and trigonal, not reaching the lower margin; one anterior and one posterior lateral, the anterior much stronger. Left valve with three cardinals, the anterior prominent, oblique, hardly reaching proximally the upper margin of the cardinal area and distally pointing to the lateral; the second cardinal short and trigonal, not reaching the lower margin; the posterior cardinal large and prominent, pointing vertically; one anterior and one much stronger posterior lateral.

Two subtrapezoidal adductor muscle scars, about equal in size, beneath the distal part of the lateral teeth. Pallial line entire.

Outside cream, pale brownish on the posterior third of the valve. Inside white, with external colouration showing through.

DISTRIBUTION : Known from São Tiago, Boavista, Sal and São Vicente.

MATERIAL EXAMINED : **Boavista** : the type material and 11 other lots (3 from Baia Teodora, 5-6 m; 4 from Derrubado, 2-3 m; 3 from Sal Rei, 6 m and 1 without precision) with 25 specimens and shells and 54 valves. **Ilha do Sal** : 2 paratypes; 4 other lots (2 from Mordeira, 3-5 m; 1 from R. Junco, 1 m and 1 without precision) with 21 specimens and shells and 18 valves. **São Tiago** : 4 lots (2 from Tarrafal, 2-3 m; 1 from Praia Baixa 3 m and 2 without precision) with 21 specimens and shells and 38 valves. **São Vicente** : 1 lot (Porto Mindelo 20 m) with 1 shell and 1 valve.

BIOTOPE : In sand with shell debris, from 1 to about 20 m, not uncommon.

DERIVATIO NOMINIS : The species name reflects the similarity in outline to a minute *Tridacna*.

REMARKS

This species is in outline, size and rib number close to *C. hippopus* (Mörch, 1861) from the Pacific coast of Costa Rica and Panama, however, in *C. tridacniformis*, the radial ribs bear small knobs and incisions, whereas in *C. hippopus* they are less sculptured (according to the illustrations in KEEN, 1971), the antero-dorsal corner of *C. hippopus* is more attenuated than that of *C. tridacniformis*.

Condylocardia carditoides n. sp.

TYPE MATERIAL : Holotype MNHN (1.4 mm length × 1.2 mm high), living specimen. Paratypes : 1 shell in MNCN from São Vicente; 2 shells in MNHN from São Tiago.

TYPE LOCALITY : Regona, Sal, Cape Verde Islands; 5 m, in sand.

DESCRIPTION

Shell minute, 1.0-1.8 mm long, oval-subtrigonal, longer than high, inflated, thick and solid. Beaks slightly opisthogyrate and slightly behind the vertical midline. Surface with 11 to 14 strong, rounded, radial ribs bearing more or less prominent knobs or scales. Interspaces narrow but clear, with very fine, concentric lamellae. Lunule and escutcheon large and broad, delimited by the first or last radial rib. Protoconch rounded, quite large, rim present but not very prominent. Periostracum very thin, nearly colourless and persistent only in the interspaces between the radial ribs on the marginal part of the valves. Inner margin strongly denticulate according to the exterior ribs. Internal ligament small, resilium rounded.

Hinge rather narrow, with spondyliform hinge margin. Right valve with two cardinals; the anterior large, prominent, reaching distally the lower margin of the cardinal area and pointing to the lateral; the posterior cardinal very small, short and trigonal, not reaching the lower margin; one anterior and one posterior lateral, the anterior somewhat stronger. Left valve with two cardinals, the anterior very small, short and trigonal, not reaching the lower margin of the cardinal area; the posterior large and prominent, reaching distally the lower margin of the cardinal area and pointing to the lateral; one anterior and one somewhat stronger posterior lateral.

Two suboval adductor muscle scars of about equal size beneath the distal part of the lateral teeth. Pallial line entire.

Outside dirty whitish, with white protoconch. Inside white.

DISTRIBUTION : Found in São Vicente, São Tiago and Sal.

MATERIAL EXAMINED : **São Vicente** : 6 lots (Porto Mindelo, 8-25 m) with 2 shells (1 of paratype) and 21 valves. **Ilha do Sal** : 1 lot (Regona, 5 m) with 1 specimen (holotype) and 1 valve; 1 lot from R. Junco, with 1 valve and 1 lot without precision, with 2 valves. **São Tiago** : 1 lot without precision, with 1 shell (paratype) and 4 valves.

BIOTOPE : In mixed sand with shell debris, from 1 to 20 m, not common.

DERIVATIO NOMINIS : The name reflects the external resembling of the new species with a juvenile *Cardita* or *Carditopsis*.

REMARKS

Condylocardia floridensis (Pilsbry and Olsson, 1946) from the Caribbean is very similar, but differs in having narrower tubercles on the ribs. The single stronger cardinal tooth in *C. carditoides* is considered equivalent to the two divergent cardinals in the other species described herein. This species appears to be the most extremely neotenic of the Cape Verde Islands Condylocardiidae.

Condylocardia verdensis n. sp.

TYPE MATERIAL : Holotype MNHN (1.2 mm length × 1.1 mm high), living specimen. Paratypes : 3 shells in MNHN; 1 shell in MNCN, all from Ilha do Sal.

TYPE LOCALITY : Regona, Sal, Cape Verde Islands; 5 m, in sand.

DESCRIPTION

Shell minute, 1.0-1.4 mm long, subtrigonal, slightly longer than hight, inflated, thick and solid. Beaks slightly behind the vertical midline. Surface with 8-11 broad, rounded, rather low, radial ribs with narrow interspaces and with dense, narrow, slightly irregular, concentric lamellae which cover the whole surface of the teleoconch and which cross the radial ribs in slight constrictions. Lunule and escutcheon large, with ill-defined delimitations, formed by the first and last radial rib. Protoconch very large in relation to the adult valve, prominent and acute, with dense, weak, somewhat irregular radial ribs, some bifurcating. Rim well defined. Periostracum extremely thin and colourless. Inner margin broadly denticulate according to the external ribs. Internal ligament small, resilium rounded.

Hinge broad, with spondyliform hinge margin. Right valve with three cardinals; the two anteriors fused proximally to form a hook and reaching distally the lower margin of the cardinal area; posterior cardinal short and trigonal, not reaching the lower margin; one anterior and one posterior lateral, the anterior stronger. Left valve with three cardinals, the anterior prominent, oblique, proximally hardly reaching the upper margin of the cardinal area and distally pointing to the lateral; second cardinal short and trigonal, not reaching the lower margin; posterior cardinal large and prominent, pointing almost vertically; one anterior and one stronger posterior lateral.

Two subtrigonal adductor muscle scars of about equal size, beneath the distal part of the lateral teeth. Pallial line entire.

Outside white, white with brownish umbonal region or enterely brown to reddish brown. Inside white to brownish.

DISTRIBUTION : Known from São Vicente, Sal, Sta. Luzia, São Tiago and Boavista.

MATERIAL EXAMINED : **Ilha do Sal** : The holotype, 4 other shells and 4 other valves from the same lot; 4 lots(2 from Mordeira, 1 from R. Junco and 1 without precision) with 6 shells (2 for paratypes) and 3 valves. **Boavista** : 6 lots (3 from Derrubado, 2-3 m; 1 from Sal Rei; 1 from Palmeira and 1 without

precision) with 6 shells and 9 valves. **São Tiago** : 2 lots with 4 shells and 1 valve. **Santa Luzia** : 1 lot (Praia Francisa, 1 m) with 1 shell and 1 valve. **São Vicente** : 2 lots (Porto Mindelo) with 7 shells and 7 valves.

BIOTOPE : In sand, in 1-20 m, not common.

DERIVATIO NOMINIS : The name refers to the Cape Verde Islands, where this species is endemic.

REMARKS

This species is close to *C. bravensis*, however, it is smaller, shorter, and all ribs develop from the rim of the protoconch. *C. digueti* Lamy, 1916 (Baja California) is larger, with a colourless shell and a less prominent protoconch. *Carditella smithi* Dall, 1896, from Bermuda, — most probably also a *Condylocardia* — has more ribs (10-13) and a less pronounced protoconch rim (cf. figure in WALLER, 1973 : fig. 18).

Acknowledgements

The authors are grateful to Philippe BOUCHET (MNHN, Paris) for the facility given to use the Museum equipment and collections. We are indebted to Rudo VON COSEL (ORSTOM) and Serge GOFAS (MNHN) for help and valuable discussion during the production of this manuscript.

LITERATURE CITED

BERNARD, F., [1896] 1987. — Études comparatives sur la coquille des Lamellibranches, Condylocardia, type nouveau de Lamellibranches. *J. Conch., Paris*, **44** (3) : 169-207, 1 pl.

COSEL, R. VON, 1982*a*. — Ergebnisse deutsch-portugiesischer Sammelreisen auf den Kapverdischen Inseln (República do Cabo Verde). Vorläufige Liste der marinen Mollusken. *Courier Forsch. Inst. Senckenberg*, **52** : 15-25.

— 1982*b*. — Marine Mollusken der Kapverdischen Inseln. Übersicht mit zoogeographischen Anmerkungen. *Courier Forsch. Inst. Senckenberg*, **52** : 35-76.

DALL, W. H., 1896. — The Mollusks and Brachiopods of the Bahama expedition of the State University of Iowa. *Nat. Hist. Bull. State Univ. Iowa*, **4** (1) : 12-27, 1 pl.

— 1903. — Contributions to the Tertiary fauna of Florida. Part 6 : concluding the work. *Trans. Wagner free Inst. Sci., Philad.*, **3** (6) : 1219-1654.

KEEN, A. M., 1971. — Sea Shells of Tropical West America. Stanford University Press, Stanford, California, 2nd ed., 750 p.

NICKLÈS, M., 1952. — Mollusques du Quaternaire marin de Port-Gentil (Gabon). *Bull. Dir. Mines Géol. Afr. équat. fr.*, **5** : 76-101.

— 1955. — Scaphopodes et Lamellibranches récoltés dans l'Ouest Africain. *Atlantide Rep.*, **3** : 93-230.

PILSBRY, H. A., and A. A. OLSSON, 1946. — *Condylocardia* in Florida and Middle America. *Nautilus*, **60** (1) : 6-7, pl. 1.

ROCHEBRUNE, A. T., 1881. — Matériaux pour la Faune de l'Archipel du Cap Vert. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **4** : 215-340, 3 pls.

WALLER, T. R., 1973. — The habits and habitats of some Bermudian marine mollusks. *Nautilus*, **87** : 31-52.

FIG. 1-8. — *Condylocardia bravenis* n. sp. (all MNHN)

1 — Paratype, exterior of right valve, Island of Brava (actual length 1.7 mm).
2 — Holotype, exterior of left valve (actual length 2.0 mm).
3 — Paratype, interior of right valve (actual length 1.8 mm).
4 — Paratype, interior of left valve (actual length 2.0 mm).
5 — Protoconch.
6 — Incubating larval shell. Baia de Furna, Brava (actual length 0.33 mm).
7 — Cardinal area of right valve fig. 3.
8 — Cardinal area of left valve fig. 4.
(All scale bars are 100 μm.)

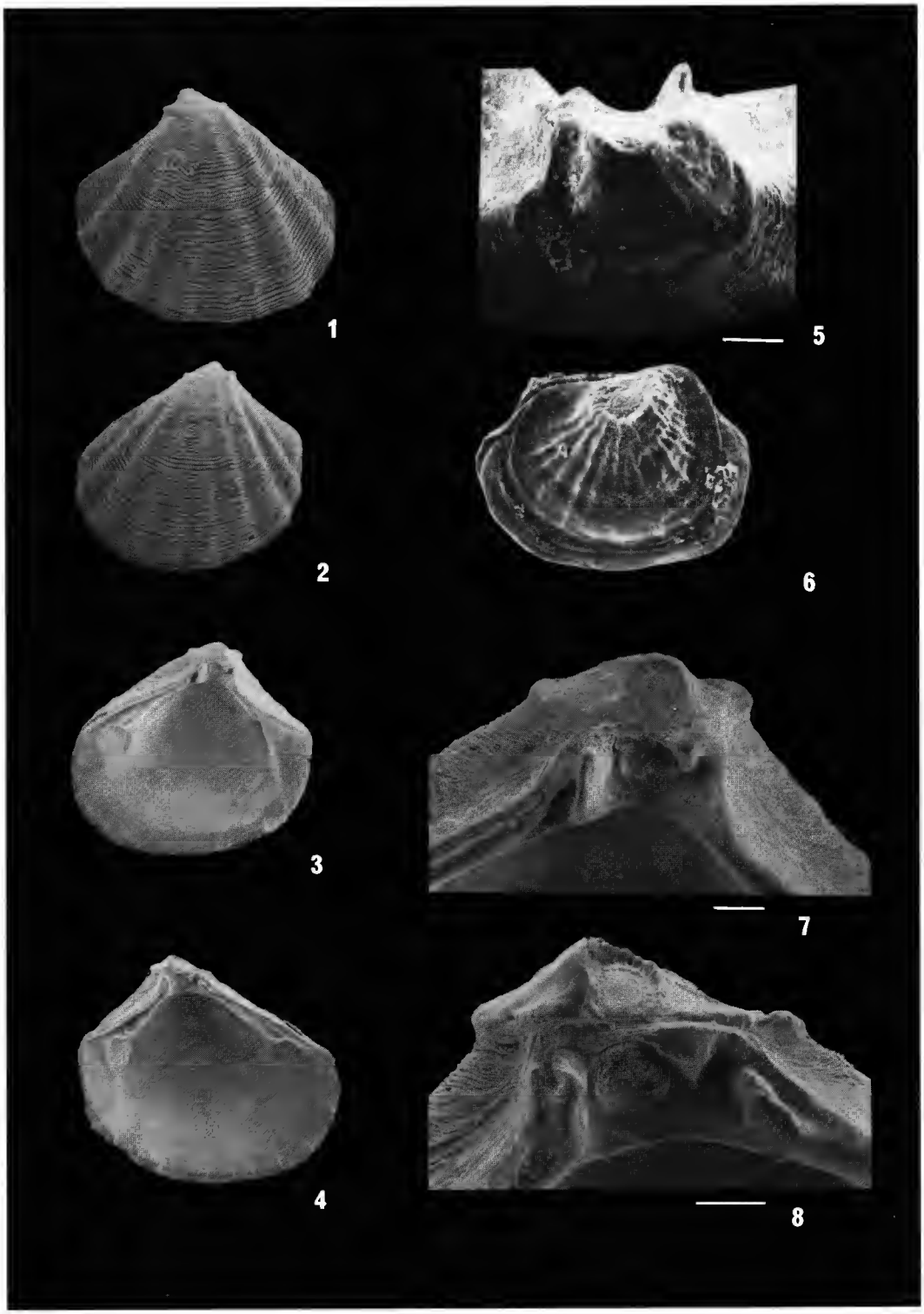

1
2
3
4
5
6
7
8

FIG. 9-16. — *Condylocardia tridacniformis* n. sp. (all MNHN)

9 — Holotype, exterior of right valve. Sal Rei, Boavista (actual length 1.7 mm).
10 — Holotype, exterior of left valve.
11 — Paratype, interior of right valve (actual length 1.4 mm).
12 — Paratype, interior of left valve (actual length 1.5 mm).
13 — Protoconch.
14 — Cardinal area of a left valve.
15 — Cardinal area of right valve fig. 11.
16 — Cardinal area of left valve fig. 12.
(All scale bars are 100 μm.)

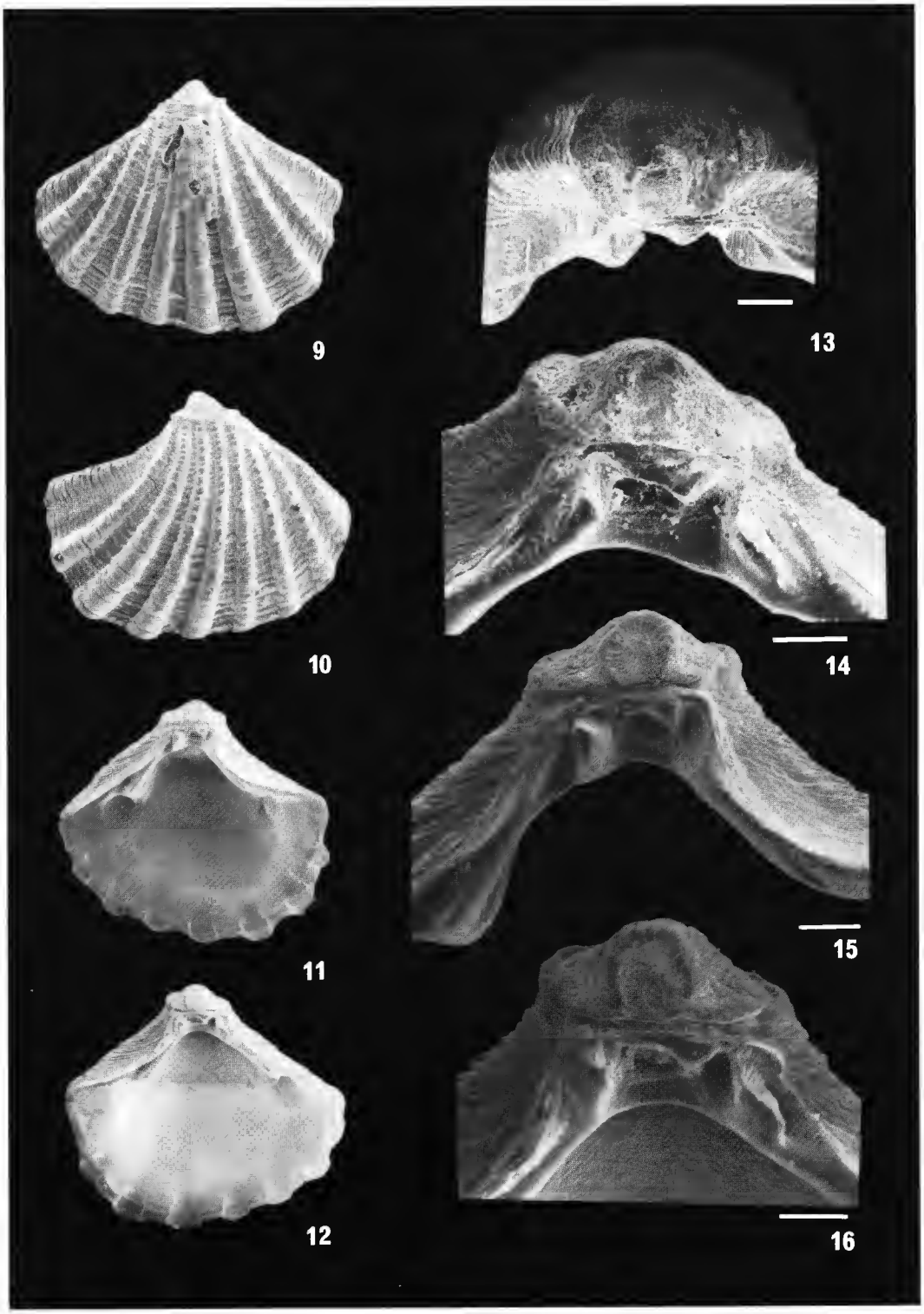

9
10
11
12
13
14
15
16

FIG. 17-24. — *Condylocardia carditoides* n. sp. (all MNHN)

17 — Holotype, exterior of left valve. Regona, Sal (actual length 1.7 mm).
18 — Paratype, exterior of left valve. São Tiago (actual length 1.4 mm).
19 — Paratype, interior of right valve. São Tiago (actual length 1.4 mm).
20 — Paratype, interior of left valve. São Tiago (actual length 1.5 mm).
21 — Protoconch of specimen fig. 18.
22 — Hinge of right valve fig. 19.
23 — Hinge of left valve fig. 20.
24 — Cardinal area of right valve fig. 19.
(All scale bars are 100 μm.)

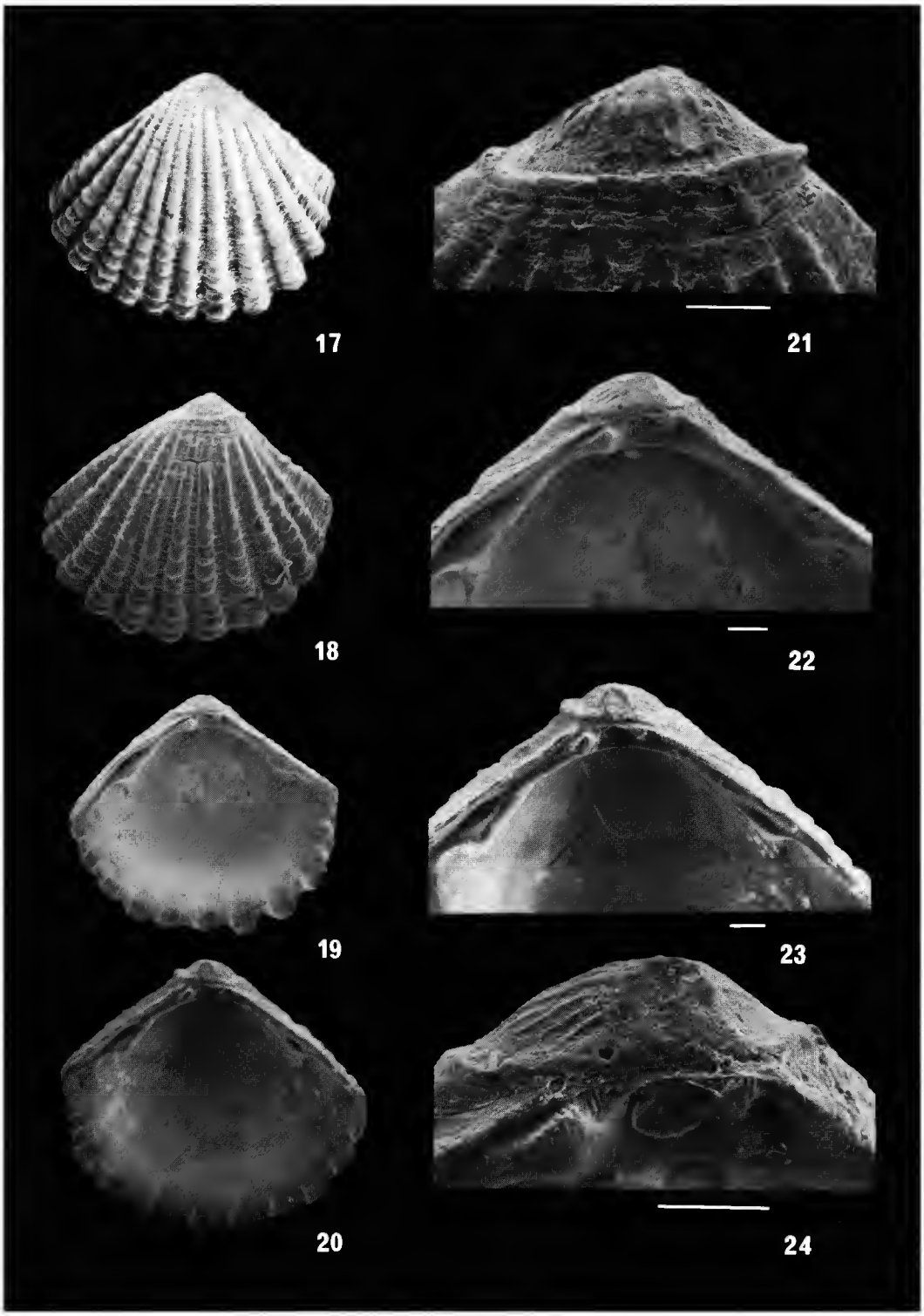
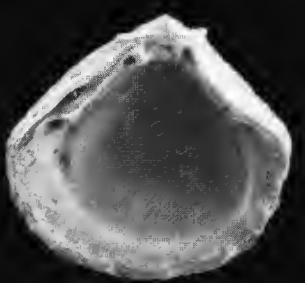

17
21
18
22
19
23
20
24

FIG. 25-32. — *Condylocardia verdensis* n. sp. (all MNHN)

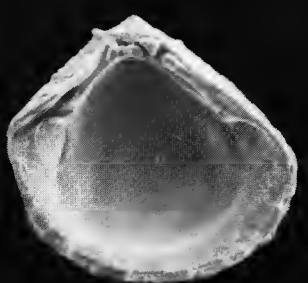
25 — Holotype, exterior of left valve. Regona, Sal (actual length 1.2 mm).
26 — Paratype, exterior of left valve. Sal (actual length 1.2 mm).
27 — Paratype, interior of right valve (actual length 1.3 mm).
28 — Paratype, interior of left valve (actual length 1.3 mm).
29 — Protoconch of a left valve.
30 — Cardinal area of a right valve.
31 — Cardinal area of a left valve.
32 — Cardinal area of left valve fig. 28.
(All scale bars are 100 μm.)

25

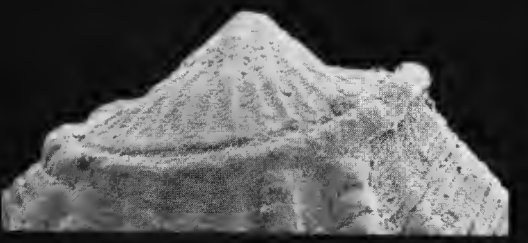
26



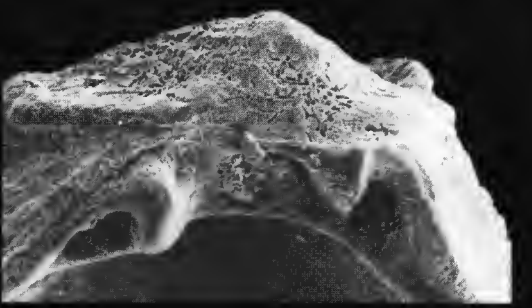
27



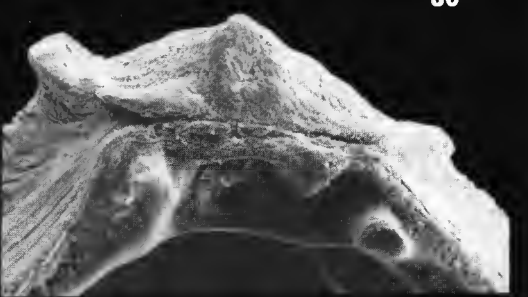
28



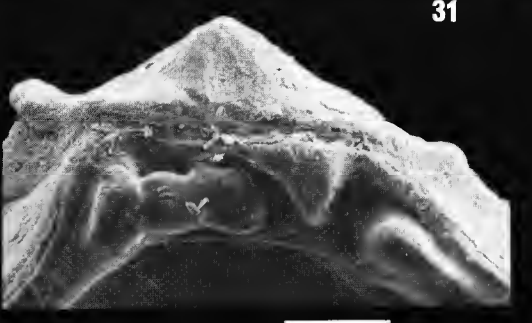
29



30



31



32

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, nº 2 : 365-374.

Descripción de una nueva especie troglobia de *Cryptazeca* (Mollusca, Gastropoda)

por Benjamin J. Gómez

Abstract. — *Description of a new cave-dwelling species of* Cryptazeca *(Mollusca, Gastropoda).* — The morphology of the shell and genital system of *Cryptazeca elongata* n. sp. is decribed. The species has been found in a cave of the provinve of Cantabria (Northern Spain). The shell microsculpture of the other species of the genus is decribed and figured.

Résumé. — *Description d'une nouvelle espèce troglobie de* Cryptazeca *(Mollusca, Gastropoda).* — *Cryptazeca elongata* n. sp. est décrite sur la base de la morphologie de la coquille et de l'appareil génital. Cette espèce a été trouvée dans une grotte de Cantabria (nord de l'Espagne). La microsculpture de la coquille des autres espèces du genre est décrite et figurée.

B. J. Gómez, *Laboratorio de Citología-Histología. Departamento de Biología Celular y Ciencias Morfólogicas. Facultad de Ciencias, Universidad del País Vasco, Apdo. 644-48080, Bilbao, España.*

Introducción

Los primeros datos sobre *Cryptazeca* se deben a Folin y Bérillon (1877*a*, *b*, 1891) quienes describen *C. monodonta*. Muy posteriormente Zilch (1973) incluye definitivamente *C. vasconica* Kobelt en este género, mientras que Gittenberger (1983) concede rango específico a *C. subcylindrica* Folin y Bérillon. El número de especies conocidas se completa con las recientes descripciones de *C. kobelti* y *C. spelaea* por Gittenberger (1983) y Gómez (1989) respectivamente. En este trabajo se procede a describir una nueva especie del género, realizando además un estudio comparado de la miscroescultura de la concha de las diversas especies. Finalmente se ofrece una clave de identificación de las especies de *Cryptazeca*.

Material y métodos

Los aparatos genitales de los animales examinados anatómicamente fueron extraidos mediante la disección de ejemplares que previamente habían sido conservados en alcohol al 70 %. Para el estudio del pene mediante SEM, se procedió a la disección in vivo de un ejemplar recién capturado. El pene se fijó en formalina al 10 % y se deshidrató con acetona y hexametildisilazano, según el método propuesto por Nation (1983).

Abreviaturas

MNCNM : Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, España.
MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Francia.
SEM : Scanning Electron Microscopy.

Cryptazeca elongata n. sp.

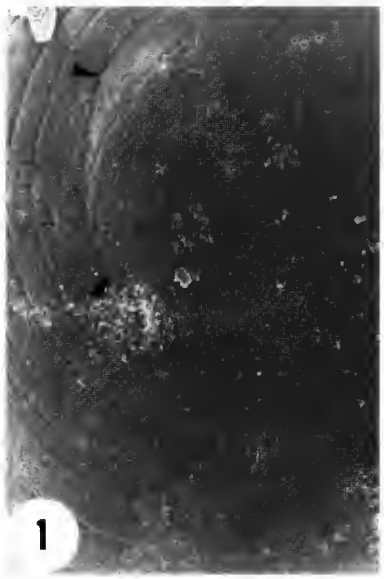
DIAGNOSIS. — *C. elongata* n. sp. se caracteriza por poseer una concha incolora, de forma cónico-alargada estrecha. Espira formada por 7-7 ½ vueltas ligeramente convexas. Altura de la última vuelta ligeramente menor que la mitad de la altura total de la concha, siendo esta última casi tres veces mayor que el diámetro de la concha. Pene más engrosado en la porción central que en el extremo proximal y provisto internamente de pequeñas papilas que contienen espinas cónicas y no curvadas.

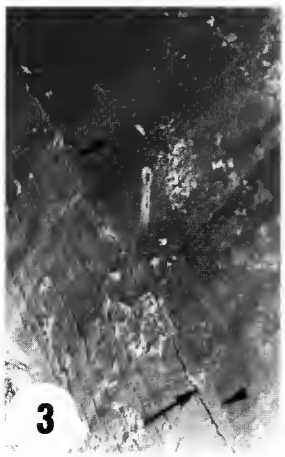
DESCRIPCIÓN

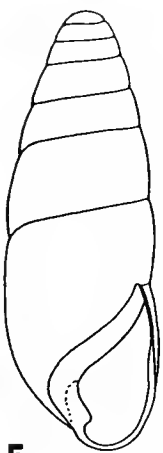
La concha es cónico-alargada estrecha, brillante, incolora y traslúcida. Espira formada por 7-7 ½ vueltas muy poco convexas, separadas por suturas superficiales. La protoconcha está provista de una conspícua microescultura, consistente en finos surcos espirales contínuos y distanciados entre sí (fig. 1). La teloconcha posee finas estrías transversales aplanadas y una microescultura espiral de finos surcos que se hacen más notorios en la última vuelta en las proximidades de la sutura (figs 2-3). La altura de la última vuelta es ligeramente menor que la mitad de la altura total de la concha, siendo esta última aproximadamente tres veces mayor que el diámetro total de la concha. Abertura piriforme, con una patente callosidad parietal que la recorre desde la base de la columella hasta la esquina parieto-palatal. El borde palatal del peristoma está ligeramente curvado hacia el interior, y los dos tercios del mismo, así como el borde basal están ligeramente engrosados. Ombligo cerrado. En la columella existe un pequeño dentículo. En vista lateral, el borde palatal del peristoma es fuertemente sinuoso, estando notablemente adelantado en la zona central mientras que en el tercio superior es fuertemente convexo (figs 4-8).

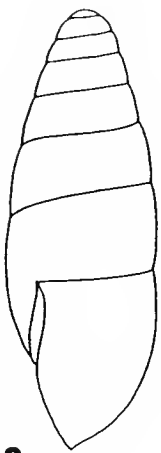
Dimensiones, h : 6,20-7,00 mm ; d : 2-2,35 mm.

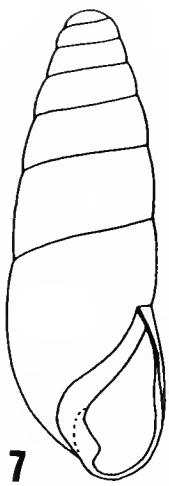
La gónada está constituída por dos fascículos parejos de acinos que desembocan en un conducto hermafrodita común. La glándula del albúmen está bien desarrollada. El espermoviducto tiene una extensión similar a la del oviducto libre y en su tercio proximal puede verse la glándula prostática, constituída por delgados túbulos que conectan con el surco espermático del espermoviducto. La espermateca es globosa y de pequeño tamaño, y se une al oviducto a través de un largo pedunculus que es poco más ancho que el vaso deferente. La base del pedunculus está engrosada, teniendo un diámetro de dos a tres veces mayor que el resto del conducto y siendo entre tres y cuatro veces más delgado que la porción distal del oviducto libre. La forma y tamaño de la vagina varía considerablemente en los animales estudiados, debido posiblemente al proceso de muerte y fijación de los mismos, pero es común en ella











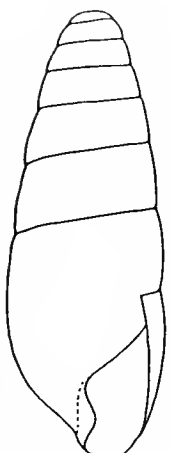


LÁMINA I.

FIGS 1-8. — Concha de *C. elongata* n. sp. : 1, SEM de la protoconcha, × 320; 2, SEM de las primeras vueltas de la teloconcha, × 320; 3, SEM de la última y anteúltima vueltas, × 320; 4, fotografía de la concha completa, × 10,5; 5-6, holotipo, × 9; 7, paratipo, × 9; 8, paratipo, ejemplar juvenil, × 9. Las puntas de flecha indican las líneas de sutura; la flecha señala una línea de ruptura.

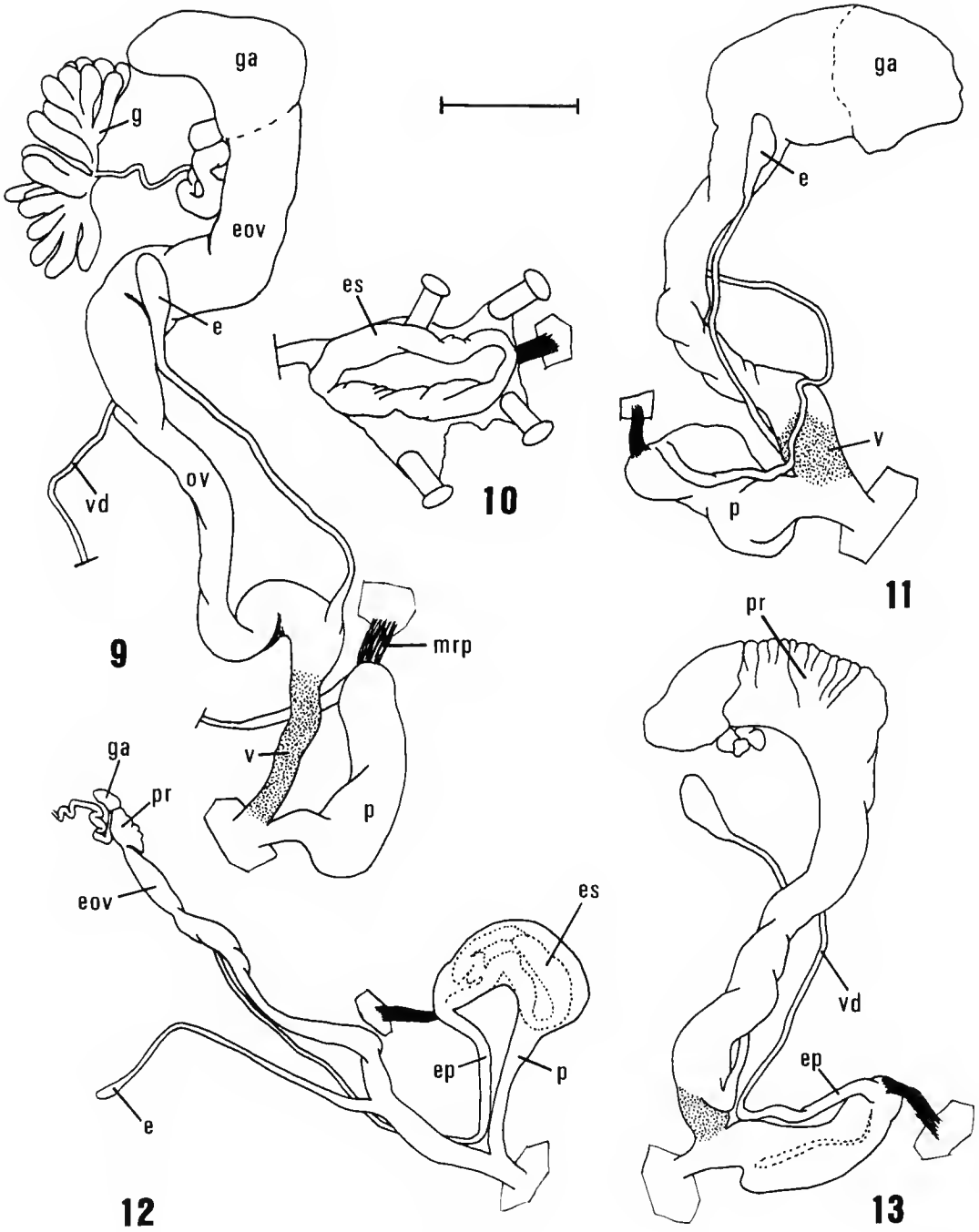


LÁMINA II.

FIGS 9-13. — Aparato genital de *C. elongata* n. sp. : 9, ejemplar disecado in vivo; 10, pene abierto mostrando el engrosamiento de la pared interna; 11, 13, ejemplar adulto conservado en alcohol; 12, ejemplar juvenil. e : espermateca; eov : espermoviducto; ep : epifalo; es : estimulador penial; g : gónada; ga : glándula del albumen; mrp : músculo retractor penial; ov : oviducto libre; p : pene; pr : glándula prostática : v : vagina; vd : vaso deferente. (Escala : 1 mm.)

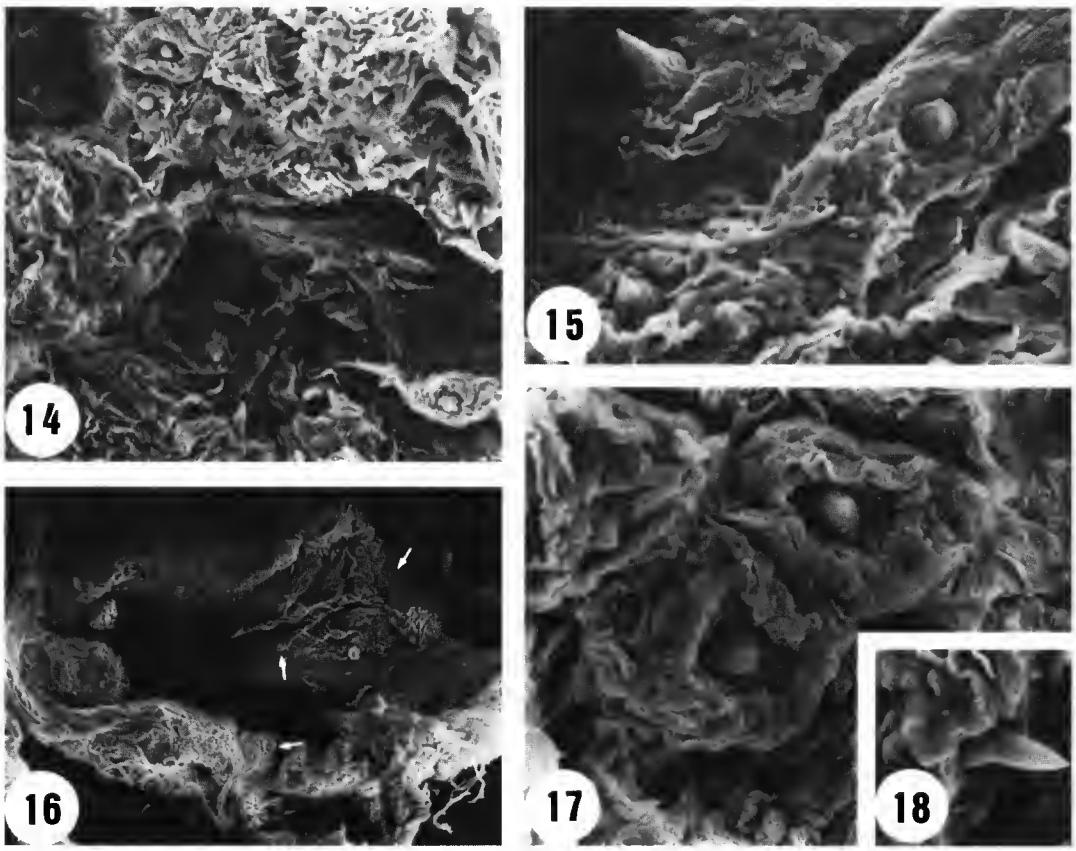


LÁMINA III.

FIGS 14-18. — SEM del pene de *C. elongata* n. sp. : 14; superficie del órgano estimulador, × 780; 15, espinas peniales en distinto grado de desarrollo, × 1200; 16, vista panorámica del pene, × 150 (las flechas señalan varias espinas peniales); 17, detalle de dos papilas peniales con las espinas comenzando a formarse, × 2300; 18, detalle de una papila penial con una espina completamente formada, × 1600.

existencia de una pigmentación amarillenta (figs 9-13). Excepto en el extremo distal el pene está engrosado, siendo más ancho en la porción central que en el extremo proximal. La pared penial presenta internamente un engrosamiento o estimulador de forma anular, que va aumentando ligeramente de grosor en dirección proximo-distal (figs 10, 12). La superficie interna del pene posee unas pequeñas papilas (figs 14-18) que, cuando están completamente formadas, contienen una espina puntiaguda y no curvada (fig. 18). La parte distal del vaso deferente está ligeramente ensanchada, dando lugar a un epifalo poco diferenciado. Este epifalo se une al pene en el extremo proximal de éste, junto con la inserción del músculo retractor penial (figs 11-13).

MATERIAL TIPO. — Holotipo, MNCNM, 6,4 × 2,2 mm, cuevas de Covalanas, 16.VI.1988. Paratipos, MNHN, cuevas de Covalanas, 16.VI.1988, una concha adulta; paratipo, MNCNM, ejemplar juvenil, concha y aparato genital, 9.IV.1987; paratipos, MNCNM, fragmentos de la concha de dos ejemplares adultos, 9.IV.1987; paratipo, col. B. J. GÓMEZ, aparato genital.

LOCALIDAD TIPO. — Todo el material estudiado ha sido recogido en una pequeña cueva sin nombre a 2 km NW de la cueva de Covalanas, en el municipio de Ramales de la Victoria, provincia de Cantabria. Dicha localidad está situada en la vertiente norte de la Cordillera Cantábrica, a 300 m de altitud. UTM : 30TVN6388.

HABITAT. — *C. elongata* n. sp. ha sido encontrada sobre sedimentos arcillosos del suelo de las galerías de la mencionada cueva, en zonas con un alto contenido hídrico y en ausencia de luz.

DERIVATIO NOMINIS. — El nombre *elongata* caracteriza la forma esbelta de la concha.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En *C. kobelti* (figs 19-21), la protoconcha tiene una microescultura formada por pequeñas perforaciones puntiformes, muy próximas unas a otras, que se disponen alineadas siguiendo una progresión espiral. Debido a que las perforaciones puntiformes no llegan a fusionarse entre sí, los delicados surcos espirales originados por ellas son discontínuos. La teloconcha, sin embargo, posee unos finos surcos espirales contínuos, muy conspícuos, tanto en las primeras vueltas de espira como en las últimas. Las estrías transversales son muy tenues.

La microescultura de la protoconcha de *C. monodonta* (figs 22-24) es muy similar a la observada en *C. kobelti*, en forma de delicados surcos espirales discontínuos. Su teloconcha posee una microescultura espiral similar también a la de *C. kobelti*, pero con los surcos menos marcados que esta especie. La escultura transversal es igualmente obsoleta.

En *C. vasconica* (figs 25-27), la microescultura de la protoconcha es similar a la de las dos especies anteriores, si bien las perforaciones puntiformes son de mayor tamaño, por lo que la microescultura espiral es más conspícua. En la teloconcha los surcos espirales son contínuos, al igual que en otras especies del género, y en la última y anteúltima vueltas de espira los surcos se disponen inmediatamente uno al lado del otro sin existir apenas espacio entre cada dos surcos. La estriación transversal es muy prominente, haciéndose visible ya desde las primeras vueltas de la teloconcha.

La microescultura de la concha de *C. spelaea* ya ha sido descrita (GÓMEZ, 1989) y aunque la de *C. subcylindrica* no se conoce, su macroescultura es más similar a *C. vasconica* que a las otras especies del género (GITTENBERGER, 1983).

Cryptazeca elongata se diferencia claramente de *C. kobelti, C. monodonta* y *C. vasconica* (Gittenberger, 1983), por el mayor tamaño de la concha y número de vueltas de espira, así como por la forma de la concha, que en estas tres especies es cónico-ovalada. La escultura de la concha es más marcada en *C. elongata* que en *C. kobelti* y *C. monodonta*, y más tenue que en *C. vasconica*. Mientras en *C. elongata* los surcos espirales de la microescultura de la concha son contínuos, en las otras tres especies son discontínuos, debido a que las perforaciones puntiformes de la protoconcha están separadas unas de otras en estas últimas.

La forma de la concha de *C. elongata* es similar a la de *C. subcylindrica*, de manera que en ambas especies la altura total es tres veces mayor que el diámetro, a diferencia de lo que ocurre

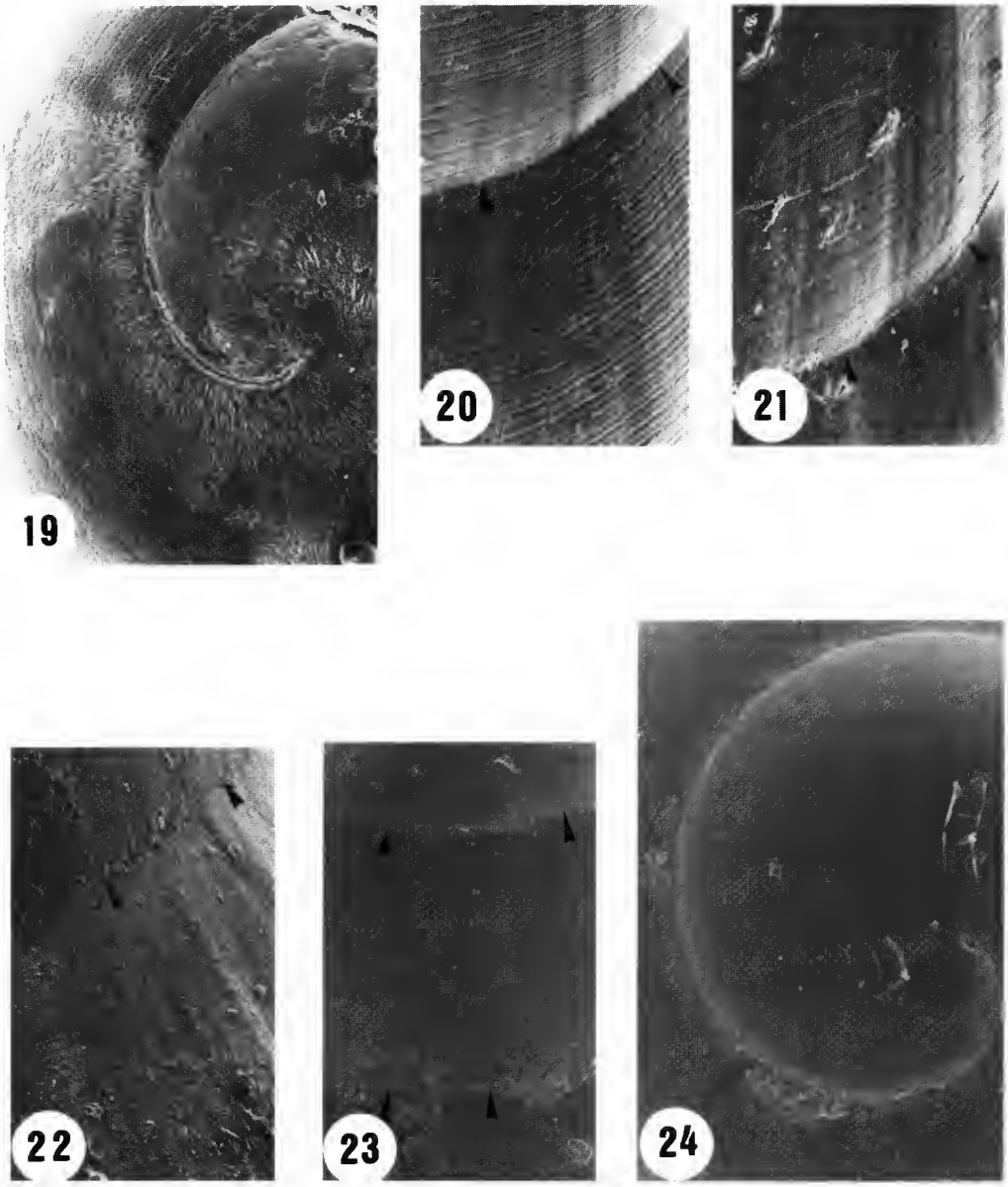


LÁMINA IV.

FIGS 19-21. — SEM de la concha de *C. kobelti* : 19, protoconcha, × 375; 20, primeras vueltas de la teleconcha, × 375; 21, última y anteúltima vueltas, × 375.

FIGS 22-24. — SEM de la concha de *C. monodonta* : 22, ultima y anteúltima vueltas, × 375; 23, primeras vueltas de la teloconcha, × 240; 24, protoconcha, × 310. Las puntas de flecha indican las líneas de sutura.

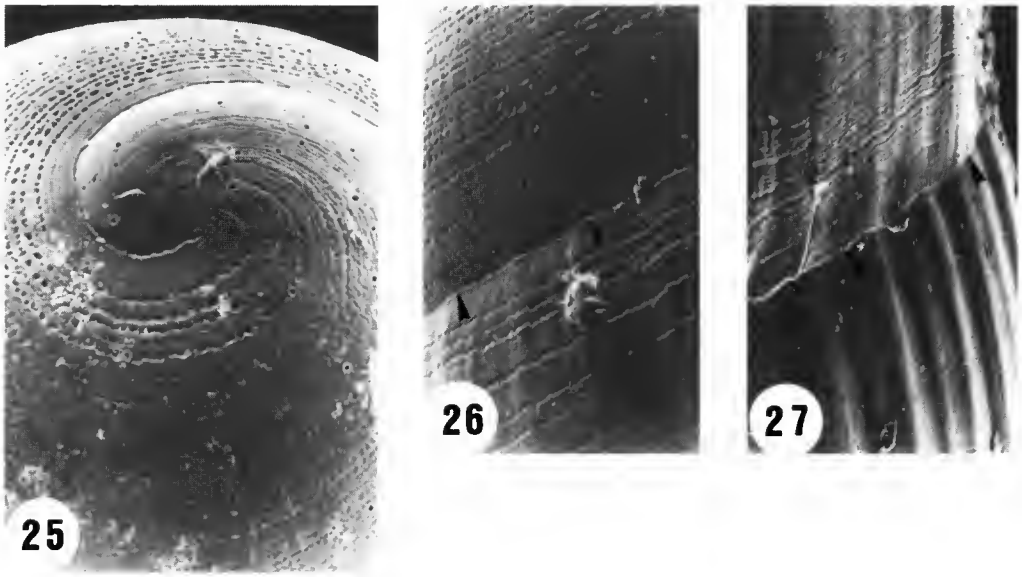


LÁMINA V.

FIGS 25-27. — SEM de la concha de *C. vasconica* : 25, protoconcha, × 400; 26, primeras vueltas de la teloconcha, × 320; 27, última y anteúltima vueltas, × 320. Las puntas de flecha indican las líneas de sutura.

en las demás especies del género, en las que esta proporción es menor. No obstante, *C. subcylindrica* es menor en tamaño y número de vueltas, los bordes de su espira son más rectilíneos y la escultura transversal es más conspícua que en *C. elongata* (Gittenberger, 1983).

C. elongata comparte con *C. spelaea* varios caracteres morfológicos, como son su concha incolora y de gran tamaño (mayores de 6 mm) o el poseer 7 o más vueltas de espira. No obstante se diferencia de ella porque *C. elongata* posee una concha más esbelta, en la que las estrías transversales están más marcadas. Además los surcos espirales de la microescultura están notablemente más separados entre sí en *C. elongata* que en *C. spelaea*, tanto en la protoconcha como en la teloconcha.

En el ejemplar cuyo pene ha sido examinado mediante microscopía de barrido, aparecen una gran diversidad de formas diferentes de espinas peniales. Esta diversidad parece deberse al distinto grado de desarrollo de dichas espinas. Aquellas que están completamente formadas tienen una morfología similar a las existentes en *C. spelaea*. Ambas especies tienen unas espinas cónicas y no curvadas en la superficie interna del pene, si bien en *C. elongata* éstas son más puntiagudas. A diferencia de lo que sucede en *C. spelaea* el engrosamiento de la pared interna del pene es más delgado en el extremo proximal que en el distal (GÓMEZ, 1989). En *C. monodonta* y *C. vasconica* la forma del pene es claramente diferente al de *C. elongata*, y las espinas peniales están fuertemente curvadas (GÓMEZ y ANGULO, 1987).

Frecuentemente, las especies de *Cryptazeca* aparecen en parejas (GITTENBERGER, 1983).

Confirmando este hecho, en las Cuevas de Covalanas han aparecido varias conchas de *C. spelaea* en galerías próximas a aquellas donde se han encontrado los ejemplares de *C. elongata*. No obstante todas las conchas de *C. spelaea* recogidas presentan caracteres subfósiles, siendo extremadamente frágiles y apareciendo en varias ocasiones enterradas o semienterradas en el suelo arcilloso, o incluídas en coladas estalagmíticas. Además en la provincia de Cantabria se ha podido observar la presencia de ejemplares de *C. vasconica* en el interior de cuevas (Valles del Asón, de Miera, de Seldesuto) cuyas conchas son incoloras. Por lo tanto *C. vasconica*, además de con *C. kobelti* es simpátrica con *C. elongata* y muy posiblemente con *C. spelaea*.

Clave de identificación de las especies de *Cryptazeca* segun caracteres macroscópicos de la concha

1 — Relación altura/diámetro (h/d) mayor de 2,8; concha cónico-alargada estrecha, incolora. 2
— Relación h/d menor de 2,8 3

2 (1) — Concha menor de 5 mm; escultura transversal muy conspícua ..... *C. subcylindrica*
— Concha mayor de 5 mm; finas estrías transversales ..... *C. elongata*

3 (1) — Concha menor de 5 mm, cónico-ovalada; color generalmente pardo 4
— Concha mayor de 5 mm, cónico-alargada; incolora; escultura transversal obsoleta..... ..... *C. spelaea*

4 (3) — Escultura transversal muy conspícua; relación h/d mayor de 2,3 ..... *C. vasconica*
Escultura transversal obsoleta 5

5 (4) — Relación h/d comprendida generalmente entre 2,2 y 2,35; excepcionalmente hasta 2,4... ..... *C. monodonta*
— Relación h/d comprendida generalmente entre 2,1 y 2,2; excepcionalmente hasta 2,28.... ..... *C. kobelti*

Tabla I. — Cuadro de medidas relativas de la concha de las diferentes especies de *Cryptazeca*. d, diámetro; Ds, desviación típica; h, altura; h(ab), altura de la abertura; h(uv), altura de la última vuelta; X, media aritmética.

	kobelti	*monodonta*	*spelaea*	*subcylindrica**	*vasconica*	*elongata*
h/d	$\bar{X}$: 2,16 Ds : 0,06	$\bar{X}$: 2,23 Ds : 0,06	$\bar{X}$: 2,67 Ds : 0,11	3,00	$\bar{X}$: 2,46 Ds : 0,11	$\bar{X}$: 2,93 Ds : 0,15
h(uv)/h	$\bar{X}$: 0,69 Ds : 0,02	$\bar{X}$: 0,68 Ds : 0,02	$\bar{X}$: 0,56 Ds : 0,02	0,54	$\bar{X}$: 0,60 Ds : 0,03	$\bar{X}$: 0,54 Ds : 0,01
h(ab)/h(uv)	$\bar{X}$: 0,67 Ds : 0,01	$\bar{X}$: 0,66 Ds : 0,01	$\bar{X}$: 0,66 Ds : 0,02	0,64	$\bar{X}$: 0,65 Ds : 0,02	$\bar{X}$: 0,66 Ds : 0,02

* Medidas tomadas de Gittenberger (1983 : fig. 12).

Agradecimientos

Este trabajo ha sido subvencionado por el Departamento de Educación, Universidades e Investigación del Gobierno Vasco, como parte integrante del proyecto de investigación : X-86044.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

FOLIN, L. DE, y F. BÉRILLON, 1877*a*. — Contributions à la faune malacologique de la région extrême SO de la France. Fascicule 1. *Bull. Soc. Borda*, Dax, **2** (1) : 199-210 + pl. 1.

FOLIN, L. DE, y F. BÉRILLON, 1877*b*. — Contributions à la faune malacologique de la région extrême SO de la France. Fascicule 3. *Bull. Soc. Borda*, Dax, **2** (4) : 439-453 + pl. 3.

FOLIN, L. DE, y F. BÉRILLON, 1891. — Sur un mollusque nouveau. *Cryptazeca monodonta* nov. gen. nov. spec. *Le Naturaliste*, (2) **13** (113) : 264-267.

GITTENBERGER, E., 1983. — On Iberian Cochlicopidae and the genus *Cryptazeca* (Gastropoda, Pulmonata). *Zoöl. Meded., Leiden*, **57** (23) : 301-319.

GÓMEZ, B. J., 1990. — Description of a new species of the genus *Cryptazeca* from the north of the Iberian Peninsula. *Arch. Molluskenk.*, **120** (en prensa).

GÓMEZ, B. J., y E. ANGULO, 1987. — On the systematic position of the genus *Cryptazeca* (Gastropoda : Pulmonata). *Arch. Molluskenk.*, **118** (1/3) : 57-62.

NATION, J. L., 1983. — A new method using Hexamethyldisilazane for preparation of soft insect tissues for scanning electron microscopy. *Stain Technol.*, **58** (6) : 347-351.

ZILCH, A., 1973. — Die Typen und Typoide des Natur-Museums Senckenberg, 51 : Mollusca : Achatinacea (2) : Ferussaciidae, Subulinidae. *Arch. Molluskenk.*, **103** (1-3) : 99-152.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, n° 2 : 375-383.

The nervous system and chaetotaxy of the cercaria of *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) (Trematoda, Plagiorchiidae)

by Bożena Grabda-Kazubska and Tadeusz Moczoń

Abstract. — The nervous system of the cercaria of *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) is described on the basis of the distribution of acetyl-cholinesterase in the nervous tissue. Some details of the structure of the nervous system are described such as the innervation of the anterior end of the body and of the genital system. The central nervous system is found to form a full ring with the dorsal as well as the ventral commissures joining both ganglia. The sensory pattern is related to the nervous system by superimposing the distribution of sensillae on the scheme of the nerve trunks and commissures. The chaetotaxy of *O. ranae* cercaria is compared with other representatives of the genus.

Key-words. — *Opisthioglyphe ranae*, cercaria, nervous system, chaetotaxy.

Résumé. — *Le système nerveux et la chétotaxie de la cercaire d'*Opisthioglyphe ranae *(Frölich, 1791) (Trematoda, Plagiorchiidae).* — Le système nerveux de la cercaire d'*Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) est étudié sur la base de la distribution de l'acétylo-cholinestérase dans le tissu nerveux. Quelques détails de la structure du système nerveux sont décrits, tels que l'innervation de l'extrémité antérieure du corps et de l'appareil génital. Le système nerveux central forme un anneau complet avec deux commissures, ventrale et dorsale, joignant les deux ganglions. La formule sensorielle est établie en superposant la disposition des sensilles aux schémas des commissures et troncs nerveux. La chétotaxie de la cercaire d'*O. ranae* est comparée avec celle d'autres représentants de ce genre.

Mots-clés. — *Opisthioglyphes ranae*, cercaire, système nerveux, chétotaxie.

B. Grabda-Kazubska and T. Moczoń, *W. Stefanski Institute of Parasitology, Polish Academy of Sciences, Pasteura 3, S.p. 153, 00-973 Warszawa, Poland.*

Introduction

The nervous system in plagiorchiid trematodes was studied in some adults by Looss (1894) who gave a schematic picture of the cerebral ganglia, trunks and commissures. More details were observed by Zailer (1914) in adult *Pneumonoeces* sp. Use of histochemical methods permits the visualisation of the structure of the nervous system in the cercariae (Le Flore, 1979; Grabda-Kazubska and Moczoń, 1981). The present study concerning the cercaria of *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) is a successive step in the recognition of the structure of the nervous system in this group of trematodes. An attempt has been made also to link sensory endings on the body surface with particular nerves. The precise pattern of chaetotaxy is described. The cercaria of *O. ranae* has been described on several occasions; its

chaetotaxy was given by DOBROVOL'SKIJ (1965), NEZVALOVA (1970), DIMITROV *et al.* (1989) and RICHARD (1971) (Cercaria 4) but the descriptions differ in many respects.

MATERIAL AND METHODS

The cercariae were collected from naturally infected snails *Lymnaea stagnalis (L.), Galba palustris* (O. F. Müll.) and *Radix pereger* (O. F. Müll.) (= *R. ovata* Drap.) from various ponds in the environs of Warszawa. Their determination was based on morphology, body dimensions and behaviour (GRABDA-KAZUBSKA, 1969).

The nervous system was revealed due to acetyl-cholinesterase activity detected by the method of KOELLE (1951), described earlier (GRABDA-KAZUBSKA and MOCZOŃ, 1981). After the biochemical procedure the cercariae were washed in distilled water, dehydrated in graded series of ethyl alcohol, cleared in creosote and mounted on slides in Canada balsam. A very clear picture of nerve fibres was found in the cercariae several months later.

The sensory endings were detected using a simple method of staining with 2 % $AgNO_3$. After staining and washing in distilled water the cercariae were mounted on slides in Faure fluid. All drawings were made with the use of a camera lucida, for photographs Orwo NP 15 film was used.

RESULTS

THE NERVOUS SYSTEM

The nervous system was revealed due to fine crystals deposited in sites of acetyl-cholinesterase activity in the nerve cells and fibres throughout the body of the cercaria giving a clear picture of the structure of the whole system except for some details concerning the innervation of the pharynx, tail and sensory endings on the body surface.

The nervous system of the cercaria (figs 1-2) is composed of two cerebral ganglia joined by the central commissure and 6 pairs of longitudinal trunks running under the tegument to the anterior and posterior ends of the body. The trunks are connected by 8 transverse commissures. An additional pair of anterior nerve trunks runs near the median line and innervates the inner side of the oral sucker; an opposite posterior pair was not detected. The cerebral ganglia are situated laterally to and between the oral sucker and the pharynx; they are joined by a thick dorsal segment of the commissure and a more weakly developed ventral segment forming a postero-ventral loop surrounding the pharynx near its posterior border. The main trunks arise from the outer parts of the ganglia while those innervating the inner part of the oral sucker extend from the ganglia near the mid-line.

The anterior nerve trunks, ventral, lateral and dorsal, are equally well developed while in the remaining body the ventral trunks dominate. These trunks form a prominent loop on the ventral side together with the ventral segment of the last commissure. The corresponding pairs of the anterior and the posterior trunks are joined by connectives extending from the second cephalic to the first corporal commissure. Each of the anterior trunks divides into two arms :

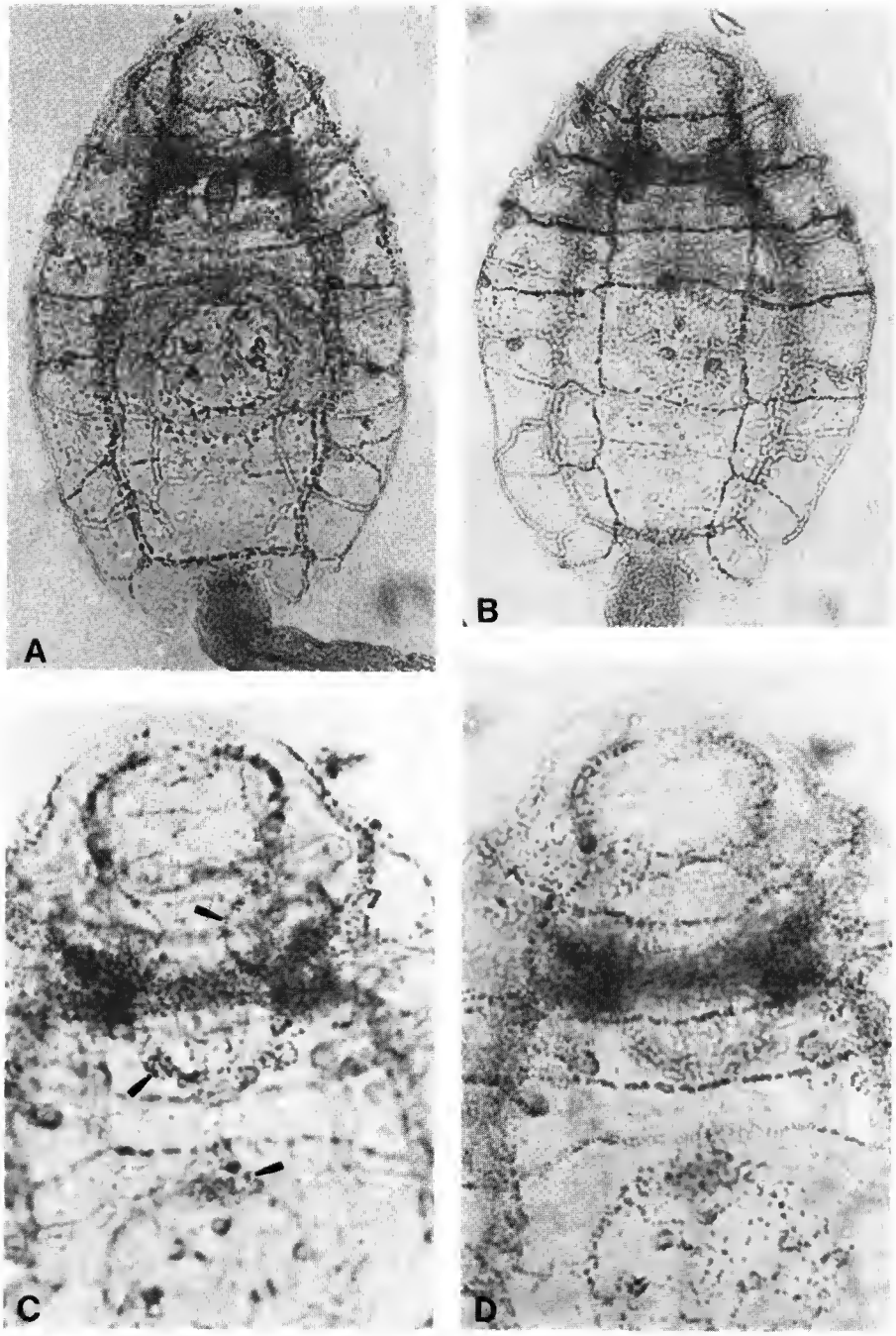


FIG. 1. — Nervous system of *Opisthioglyphe ranae* cercaria revealed due to AChE activity : A, ventral view ; B, dorsal view ; C, innervation of oral sucker, cerebral ganglia with commissures, genital ganglion (arrows) ; D, innervation of the anterior end — cephalic and preacetabular commissures.

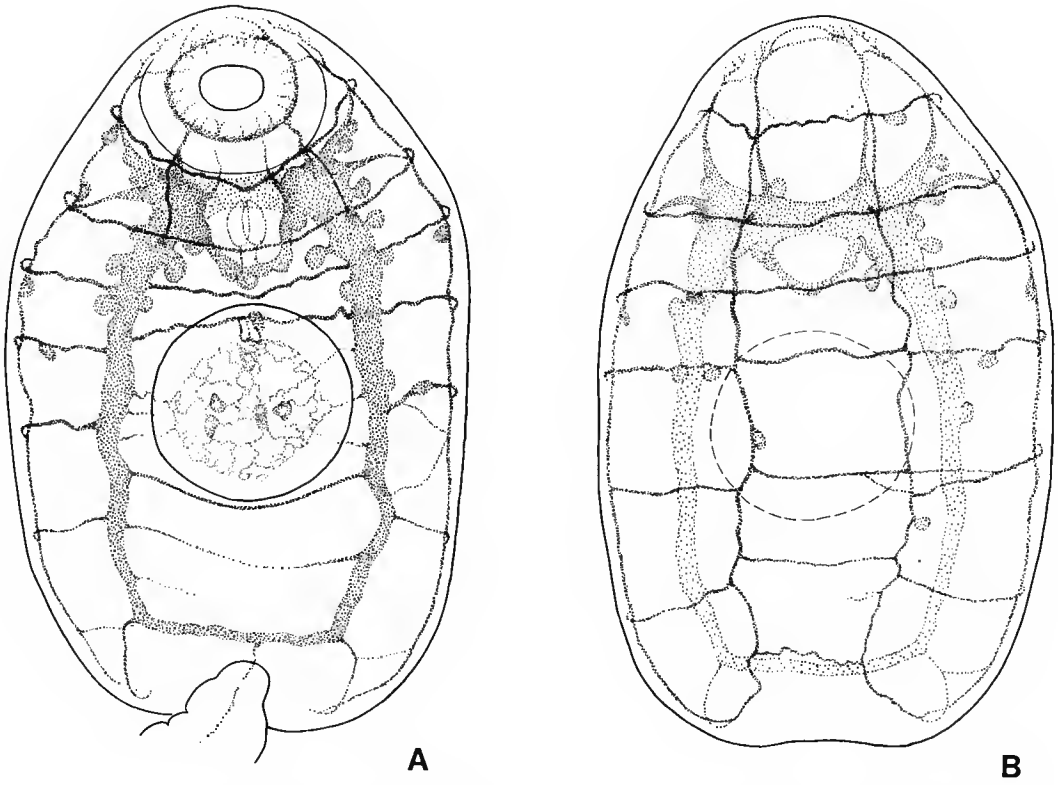


FIG. 2. — Nervous system of *Opisthioglyphe ranae* cercaria : A, ventral; B, dorsal view.

an inner and outer one at about one third of length from anterior end. The inner arm joins directly with the first cephalic commissure forming the oral ring, while the outer arm splits into numerous fibres running to the body surface where they probably terminate in sensory cells.

In the cephalic part of the cercaria two commissures are present — the first forming the oral ring and the second situated in midway of the anterior trunks. Anterior to the oral ring, thin fibres originating from the dorsal trunks surround the stylet. Posterior to the ganglia and before the ventral sucker three more pronounced commissures form well marked transverse rings encircling the whole body, equally distant from one another. The postacetabular three commissures form more distant, less pronounced and irregular rings, sometimes with segments shifted or lacking, as well as with additional fibres especially between the ventral trunks. The caudal nerve fibre arises from the ventral segments of the last commissure, at mid-line, and runs along the tail. Its passage through the tail was not visible being hidden by well developed muscles showing traces of acetyl-cholinesterase.

Except the first commissure surrounding the oral opening the oral sucker is innervated by inner trunks piercing the sucker at the bottom and splitting into thin fibres forming a loose net

lining the oral cavity. This net extends to the border of the mouth. Innervation of the pharynx is rather difficult to interprete and the pharyngeal nerve plexus is not clear. In some specimens it seems that the pharynx is supplied by nerve fibres arising from the ventral segment of the central commissure or these nerves run parallel to the commissure. The ventral sucker is supplied by the ventral trunks through thin fibres, one of them is usually a prolongation of the lateral segment of the first postacetabular commissure. These fibres form a feebly marked ring in the ventral sucker, filled by a loose net of fibres and 5 (sometimes 6) cell bodies.

Anterior to the ventral sucker, at the mid-line, there is a small nerve ring and a cell connected with the third postacetabular commissure, forming a primordium of the innervation of the genital atrium. It lies perpendicularly to the body surface, at an angle to the sagittal plane.

Chaetotaxy

The sensillae are grouped according to the system proposed by Bayssade-Dufour *et al.* (1989) for plagiorchiid cercariae : 4 transverse rings are discerned in the cephalic region (CI, CII, CIII and CIV) and 6 on the body (AI, AII, AIII, PI, PII, PIII). Moreover, in the distribution of sensillae, 7 longitudinal lines are discerned in the cephalic region (numbers : 0-6) and 3 lines on the body corresponding to ventral (V), lateral (L) and dorsal (D) trunks. Most sensillae are situated at crossings of the nerve trunks with commissures.

Cephalic region (fig. 3)

$CI = 1\ CI_2,\ 3\ CI_3,\ 3\ CI_{4,5}$
$CII = 0 - 1\ CII_0,\ 1\ CII_1,\ 1\ CII_2,\ 1\ CII_3,\ 1\ CII_4,\ 2\ CII_5$
$CIII = 1\ CIII_1,\ 1\ CIII_2,\ 2\ CIII_3,\ 10\ CIII_4,\ 15\ CIII_5$
$CIII\text{-}IV = 2 + 2 + 2\ CIII\text{-}IV_5$
$CIV = 3\ CIV_1,\ 4\ CIV_2,\ 0\text{-}1\ CIV_3,\ 3\ CIV_4,\ 4\ CIV_5$

One more sensilla occurs in dorsal and lateral rows, posterior to groups recognized as belonging to CIV ring. They are marked here as $1\ CV_4$ and $1\ CV_5$. The sensilla CIV_3 was present only in a part of the cercariae, mainly in those emerging from *Galba palustris.*

Body (fig. 4)

$AI = 2AI_V,\ 4\text{-}6AI_{L1},\ 0\text{-}2\ AI_{L2},\ 4 + 4AI_D$
$AII = 1AII_V,\ 3\text{-}4AII_L,\ 3AII_D$
$AIII = 1AIII_V,\ 1\text{-}3AIII_L$
$PI = 2PI_V,\ 6\text{-}10PI_L,\ 1PI_D$
$PII = 2\text{-}5PII_L$
$PIII = 3\text{-}6PIII_L$

Two additional sensillae marked here as AI_{L2} are present in many but not in all cercariae. They are clearly separated from the lateral group AI_{L1}. Three dorsal sensillae placed in AII ring according to Richard (1971) may be also recognized as belonging to AIII ring.

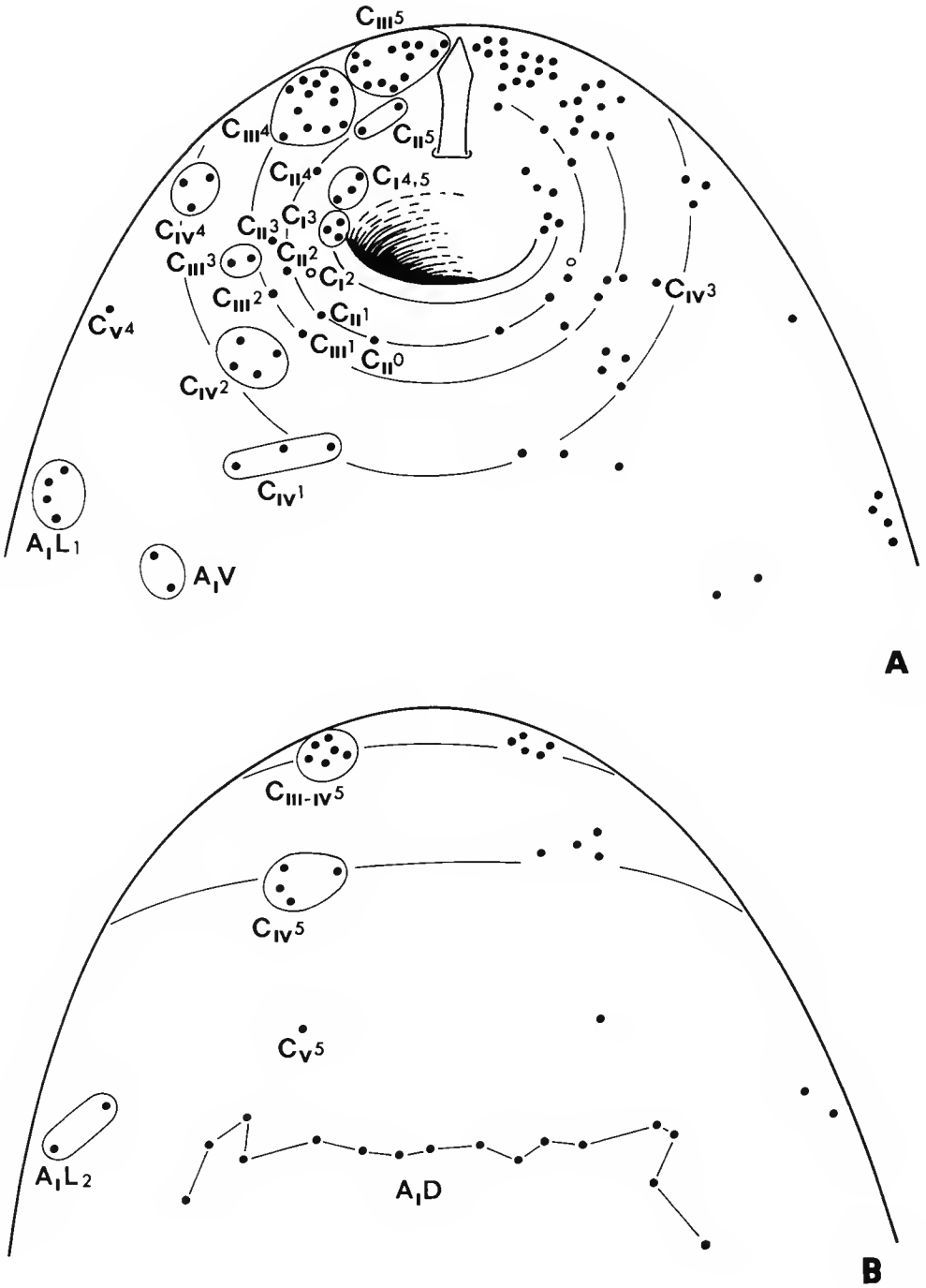


FIG. 3. — Chaetotaxy of *Opisthioglyphe ranae* cercaria, cephalic region : A, venttral; B, dorsal view.

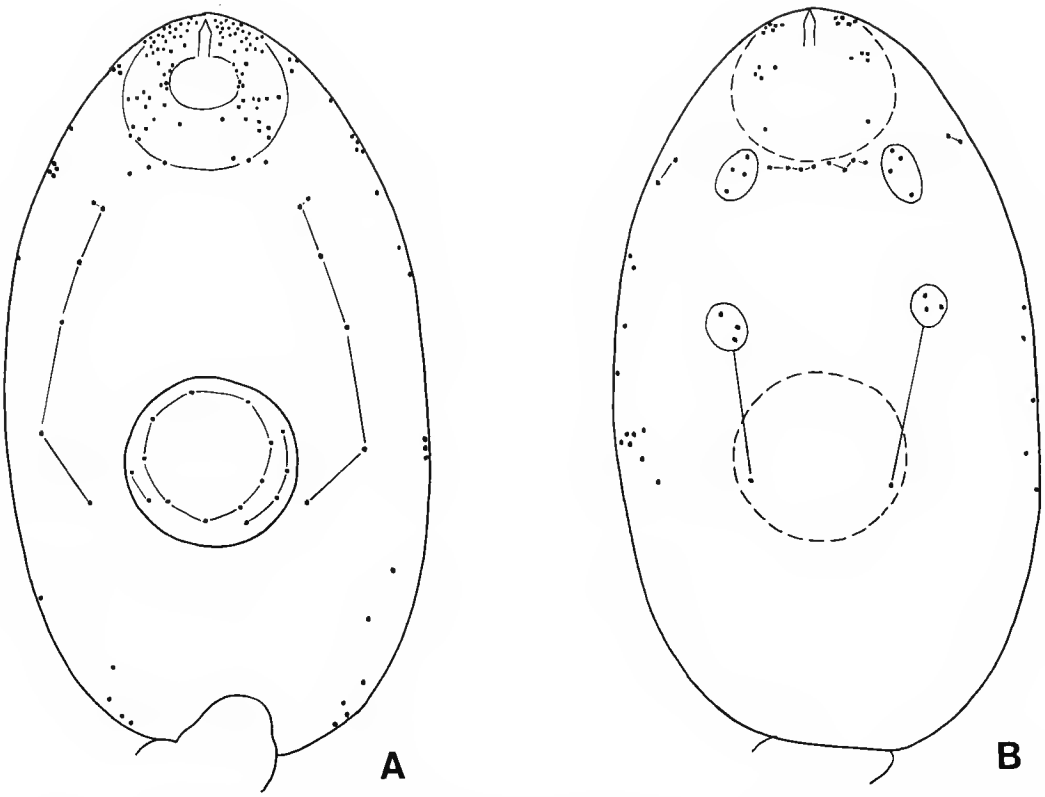


FIG. 4. — Chaetotaxy of the cercaria of *Opisthioglyphe ranae*, body : A, ventral; E, dorsal view.

The ventral sucker bears the sensillae arranged in two rings : 9SI + 0-6SII. The number of sensillae in SII ring is very variable.

The tail bears 2UD sensillae characteristic of plagiorchiids.

DISCUSSION

The nervous system of *O. ranae* cercaria as described in the present paper corresponds in general with that described by LOOSS (1894) in adult *O. ranae* (*op. cit.*, fig. 157) and in the cercaria of *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) by GRABDA-KAZUBSKA and MOCZOŃ (1981). However, more clear preparations of *O. ranae* permit the correction of the earlier description.

The most important difference lies upon the fact that the cerebral ganglia are joined by the ventral as well as by the dorsal commissure forming thus a full ring around the prepharynx and the pharynx. In *H. cylindracea* the median part of the ventral segment was invisible giving

thus a picture of two short trunks, regarded as pharyngeal ones. No structures corresponding to such trunks have been recognized in *O. ranae* cercaria. A less important difference concerns the number of connectives which in *O. ranae* are 6, joining all opposite pairs of nerve trunks.

More details were also seen in the structure of the cephalic nerves, e.g. branching of the anterior trunks into inner and outer arms similar to that described by ZAILER (1914) in adult *Pneumonoeces* sp., innervation around the stylet, a nerve plexus inside the oral sucker, and innervation of the genital atrium.

Although the preparations of the nervous system of *O. ranae* cercaria were very clear, showing numerous thin fibres forming the tegumental plexus, the sensory endings on the body surface remained invisible. So, the connections between particular sensillae and corresponding parts of the nervous system were estimated by superimposing the picture of sensillae on that of the nerve trunks and commissures. The results are presented in the pattern of chaetotaxy. According to BAYSSADE-DUFOUR *et al.* (1989) four rings are discerned in the cephalic region of plagiorchiid cercariae : the first three rings being joined with the oral commissure while the fourth ring with the second commissure. However, it can not be excluded that the sensillae the CI ring, situated at the inner margin of the oral sucker, are supplied by nerve fibres originating from inner trunks. Single sensillae CV_4 and CV_5 are related to connectives.

In the remaining part of the body 6 rings of sensillae corresponding to 6 commissures are discerned as well as 6 longitudinal rows corresponding to ventral, lateral and dorsal pairs of nerve trunks. The median ring discerned by RICHARD (1971) is regarded as being represented by the first postacetabular ring PI and the corresponding commissure.

The sensory pattern of the present cercaria fits well the chaetotaxy of Cercaria 4 after RICHARD (1971), a larva thought to be *O. endoloba* (Dujardin, 1845) and the chaetotaxy of *O. ranae* after DIMITROV *et al.* (1989). Taking no notice of the different methods of the description of chaetotaxy by RICHARD (1971), DIMITROV *et al.* (1989) and the present authors, our cercaria differs from Cercaria 4 only by the presence of two sensillae in AI_{L2} group and additional sensilla in P_IV. So, we consider both these cercariae as representing the same species and we uphold the earlier opinion by GRABDA-KAZUBSKA (1967) concerning the identity of *O. ranae* and *O. endoloba*. Drawings of the chaetotaxy of *O. ranae* cercaria by DOBROVOL'SKIJ (1965) and NEZVALOVÁ (1970) are too inaccurate to be compared more precisely with our cercaria (DOBROVOL'SKIJ wrote that 8 sensillae are in the dorsal transverse row, but only 6 are marked in the drawing. The number of sensillae is also incomplete in the drawing made by NEZVALOVÁ).

In comparison with other cercariae representing the genus *Opisthioglyphe* (RICHARD, 1971; VAUCHER, 1972; BOCK, 1983) the chaetotaxy of our cercaria shows important differences : frequent lack of CII_O sensilla, doubled number of AI_D median sensillae (8 instead of 4), lack of ventral and dorsal sensillae in postacetabular PII and PIII rings.

REFERENCES

BAYSSADE-DUFOUR, CH., J. L. ALBARET, B. GRABDA-KAZUBSKA et A. G. CHABAUD, 1989. — Nomenclature proposée pour la chétotaxie des cercaires de Plagiorchiata. *Annls Parasit. hum. comp.*, **64** : 426-432.

BOCK, D., 1983. — The chaetotaxy of the cercaria of *Opisthioglyphe locellus* Kossack, 1910 (Trematoda, Plagiorchiidae). *Z. ParasitKde.*, **69** : 35-39.

DIMITROV, V., J. BUSTA and I. KANEV, 1989. — Chaetotaxy of cercaria of *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) (Trematoda Plagiorchiidae). *Folia parasitologica*, **36** : 265-274.

DOBROVOL'SKIJ, A. A., 1965. — Some new data on the life-cycle of *Opisthioglyphe ranae* Fröhlich, 1791 (Plagiorchiidae). *Helminthologia*, **6** : 205-221.

GRABDA-KAZUBSKA, B., 1967. — Morphological variability of adult trematode *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) (Trematoda, Plagiorchiidae). *Acta parasit. pol.*, **15** : 15-34.

— 1969. — Studies on abbreviation of the life cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) and *O. rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda, Plagiorchiidae). *Acta parasit. pol.*, **16** : 249-269.

GRABDA-KAZUBSKA, B., and T. MOCZOŃ, 1981. — Nervous system and chaetotaxy in the cercaria of *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) (Digenea, Plagiorchiidae). *Z. ParasitKde.*, **65** : 53-61.

KOELLE, G. B., 1951. — The elimination of enzymatic diffusion atrifacts in the histochemical localization of cholinesterases (ChE's) and a survey of their cellular distribution. *J. Pharmac. exp. Ther.*, **103** : 152-171.

LE FLORE, W. B., 1979. — Histochemical observations on hydrolytic enzymes in cercariae of *Plagiorchis elegans* with notes on morphology of nervous systems. *Trans. Am. microsc. Soc.*, **98** : 225-232.

LOOSS, A., 1894. — Die Distomen unserer Fische und Frösche. Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers. *Bibl. zool., Stuttgart*, **16** : 296.

NEZVALOVÁ, J., 1970. — Contribution to the knowledge of cercariae from Southern Moravia. Spisy přirodoved. *Fak. Univ. J. E. Purkyně, Brno*, **515** : 217-252.

RICHARD, J., 1971. — La chétotaxie des cercaires. Valeur systématique et phylétique. *Mém. Mus. natn. Hist, nat., Paris*, sér. A, **67** : 1-179.

VAUCHER, C., 1972. — Chétotaxie de la cercaire de *Opisthioglyphe megastomus* Baer, 1943 (Trematoda, Plagiorchidae). *Revue suisse Zool.*, **79** : 1164-1169.

ZAILER, O., 1914. — Anatomie der Muskulatur und des Nervensystems der Trematoden. *Zool. Anz.*, **44** : 385-396.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, n° 2 : 385-400.

Nématodes marins de Guadeloupe
X. Trois espèces nouvelles de *Metepsilonema* (Epsilonematidae) du groupe *callosum*

par Wilfrida DECRAEMER et Nicole GOURBAULT

Résumé. — Description de trois espèces nouvelles de *Metepsilonema* des sables coralliens du littoral des Petites Antilles (*M. striatulum* sp. n., *M. hardyi* sp. n. et *M. laureli* sp. n.) présentant de grandes affinités avec *M. callosum*, espèce étudiée également et peuplant les mêmes biotopes.

Abstract. — Three new *Metepsilonema* species are described from Caribbean coralline deposits (*M. striatulum* sp. n., *M. hardyi* sp. n. and *M. laureli* sp. n.); they are clearly related to *M. callosum*, a species also studied from the same sites.

Key-words. — Marine nematodes; *Metepsilonema*; Morphology; Caribbean islands.

W. DECRAEMER, *Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Vautierstraat 29, B.1040 Brussels.*
N. GOURBAULT, *Muséum national d'Histoire naturelle, URA 699 CNRS, Biologie des Invertébrés marins, 57, rue Cuvier, F 75231 Paris cedex 05.*

INTRODUCTION

Le genre *Metepsilonema* est largement représenté dans l'interstitiel du littoral des Petites Antilles, par au moins huit espèces dont six nouvelles. Trois d'entre elles ont été décrites précédemment (*M. magdae, M. clasingae* et *M. glutinosum* Decraemer & Gourbault, 1990) en même temps qu'étaient apportés quelques compléments à la diagnose de *M. bermudae* Lorenzen, 1973. La description des trois autres fait l'objet de cette note; ce sont : *Metepsilonema striatulum* sp. n., *M. hardyi* sp. n. et *M. laureli* sp. n., proches de *M. callosum* Lorenzen, 1973, espèce la plus abondante et fréquente dans nos prélèvements — connue du sud du Chili (LORENZEN, 1973) et des Galapagos (CLASING, 1984) — et également étudiée à des fins comparatives.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données concernant la géomorphologie des stations, les méthodes de récolte et les techniques d'étude ont été exposées dans la plupart de nos précédentes publications (cf. DECRAEMER & GOURBAULT, 1990).

Le matériel-type est déposé dans les collections de nématodes du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN) et de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles (KBIN).

Abréviations

abd, diamètre corporel au niveau de l'anus; amph [%], diamètre de l'amphide [pourcentage par rapport au diamètre de la tête à ce niveau]; Asl1, longueur des premières soies ambulatoires; cs, longueur des soies céphaliques; gub, longueur du gubernaculum; L, longueur totale du corps; mbd, diamètre maximum; (mbd), diamètre minimum; mbd ph, diamètre à la base du pharynx; N, nombre d'anneaux; ph, longueur du pharynx; phs, longueur des soies dorsales au niveau du pharynx; spic, spicule mesuré le long de la ligne médiane; ss1-4, longueur des soies-support; subc s, longueur des soies subcéphaliques; t, longueur de la queue; tmr, longueur de la partie non annelée de la queue; v, distance de la vulve à l'apex; a, b, c, c', V, coefficients de de Man.

Famille Epsilonematidae Steiner, 1927

Sous-famille Epsilonematinae Steiner, 1927

Genre **METEPSILONEMA** Steiner, 1927

Metepsilonema striatulum sp. n.
(Fig. 1; pl. IA)

Matériel-type : Holotype ♂ 1 BN 67; paratypes 2 ♂♂, 3 ♀♀ BN 47, 69-72 (MNHN), et 4 ♂♂, 1 ♀ RIT 241, 257-259 (KBIN); autres types AN 653, BN 68, 73-76, 78-80, 83, 96 et RIT 167, 259-260.

Localités : **Guadeloupe**, Grande-Terre, plage de Gosier, localité-type, prélèvements 40 (04.1979) 6 ♂♂, 4 ♀♀, 41 (04.1979) 1 ♂ et 208 (04.1984) 1 ♂; Le Moule, prél. 26 (04.1979) 2 ♂♂, 3 ♀♀, 1 jv.; îlet à Fajou, plage de la Tour, prél. 2 (04.1979) 3 ♂♂. **Iles des Saintes**, plage de Pompierre, prél. 35 (04.1979) 3 ♂♂, 1 jv. **La Désirade**, anse du Souffleur, prél. 323 (11.1984) 1 ♀; anse Petite Rivière, prél. 82 (03.1983) 1 ♂, 1 ♀ et 85 2 ♂♂, 2 ♀♀, prél. 254 (05.1984) 1 ♂.

Habitat : Eaux d'imbibition des sédiments marins littoraux; sables moyens à grossiers (Md = 225-578 µm), coralliens (69-95 % CO3Ca).

Étymologie : Du latin *striatus*, cannelé.

Mesures : Tableau I.

Description

Mâles

Espèce de petite taille, forme sigmoïde. Cuticule annelée, avec épaississement dorsal des anneaux, au nombre de 96-98 chez les quatre paratypes observés, 98 en moyenne. Anneaux à lumière médiane importante et crêtes saillantes se terminant en fines épines qui dépassent antérieurement dans la première moitié du corps et du bord postérieur dans la partie

TABLEAU I. — Mesures (longueurs exprimées en μm) de spécimens-types de *Metepsilonema striatulum* sp. n.

	Holotype	Autres types : min.-max. (moy.)		
	♂ 1	♂♂ (n = 8)	♀♀ (n = 6)	jv. IV ♂ (n = 2)
L	220	210-245 (225)	195-220 (210)	175; 200
N	96	96-100 (98)	96-98 (97)	84; 88
amph	8,5	7-11 (9)	6-8 (7)	5; 4,3
[%]	77	69-83 (74)	60-72 (64)	50; 39
cs	5	3,5-6,5 (5)	3,5-5 (4)	3,5; 3,5
hw; hl	11; 14	11-13 (12); 14-16 (15)	11-13; 12-17	10; 11
phs	11	10-13 (11)	10-12 (11)	
ss1	13	12-15 (14)	11-15 (13)	15; 16
ss2	18	16	15	15; 16
ss3		17	16	
ss4			19	
ph	52	46-55 (52)	47-56 (51)	44; 49
mbd ph	21	20-23 (21)	19-23 (21)	20; 23
mbd	20	22-25 (23)	23-29 (26)	22; 24
(mbd)	11	9-12 (11)	9-13 (11)	11; 13
abd	15	12-16 (15)	13-15 (14)	12; 12
t	31	23-31 (28)	26-30 (28)	25; 29
tmr	14	10-16 (14)	12-14 (13)	11; 11
spic	24	22-29 (25)		
gub	5,5	5-9 (6)		
v			130-154 (145)	
a	10,5	8,4-11,2 (9,8)	6,7-8,8 (8)	8,0; 8,3
b	4,2	3,8-5 (4,3)	3,5-4,5 (4)	4,0; 4,1
c	7,1	6,8-9,3 (8,2)	6,7-8,1 (7,2)	7,0; 6,9
c′	2,1	1,5-2,2 (1,9)	1,9-2,2 (2)	2,1; 2,4
V			66,7-71,0 (68,9)	
mbd/(mbd)	1,8	1,8-2,4 (2,1)	2,1-2,6 (2,4)	2,0; 1,8

postérieure, les premiers et derniers étant lisses (fig. 1A-B); faible recouvrement dû à la couche hyaline externe, sur la face ventrale essentiellement.

Soies somatiques fines, sur quatre rangées longitudinales, peu nombreuses, sauf dans la région pharyngienne où leur insertion est bien visible sur huit rangées. Soies ambulatoires légèrement recourbées et coudées à leur base, 6-7 sur les deux rangs externes, 5-6 sur les deux rangs internes. Trois paires de soies-support ventro-sublatérales (fig. 1A).

Capsule céphalique à région labiale le plus souvent invaginée après fixation (fig. 1A-B), quatre courtes (5 μm) soies céphaliques et deux subcéphaliques, deux fois plus longues (10 μm) ventro-sublatérales et à la base de la tête (fig. 1B). Grandes amphides spiralées à enroulement ventral et 1 tour 1/3, 7-11 μm de diamètre soit 69-83 % du diamètre céphalique. Cavité buccale petite et dépourvue de dent.

Pharynx classique du genre, s'élargissant très graduellement jusqu'à l'anneau nerveux avant de former un bulbe musculeux ovoïde avec lumière à paroi légèrement cuticularisée. Cardia indifférencié. Intestin à fines granulations, dorso-latéral et à droite du système génital.

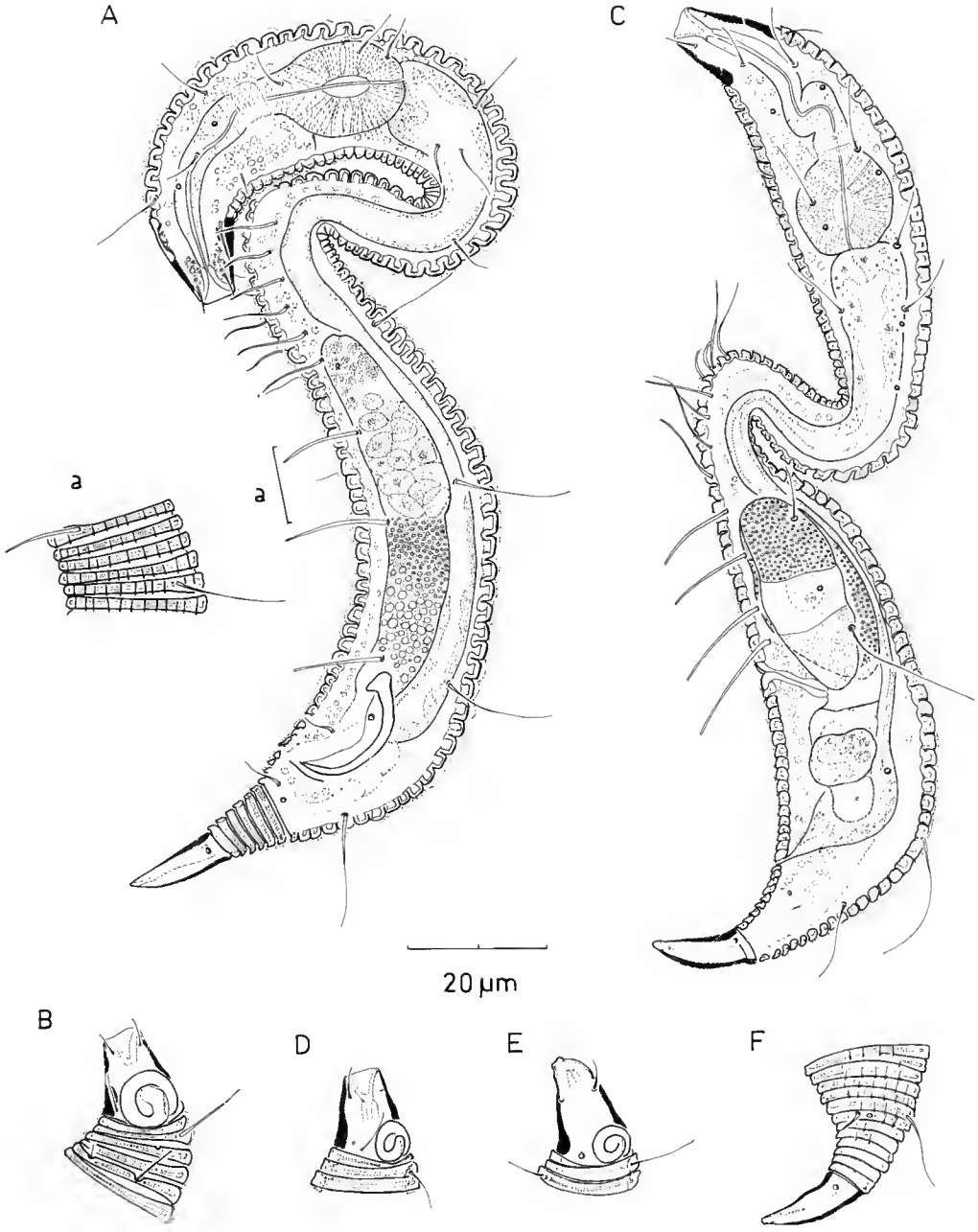


FIG. 1. — *Metepsilonema striatulum* sp. n. : A, holotype ♂ 1 morphologie interne en coupe optique sagittale ; a, détail de l'ornementation cuticulaire de la zone annelée délimitée sur l'habitus ; B, partie antérieure ♂ 1 ; C, paratype femelle en coupe optique sagittale ; D, partie antérieure de cette même femelle et E, d'une autre (RIT 260) à région labiale étendue, non invaginée ; F, partie postérieure de cette dernière.

Système reproducteur débutant à la moitié de la longueur du corps. Testicule droit et très court (30 µm) à spermatozoïdes globuleux (6-7 µm), *vas deferens* fortement granuleux. Spicules arqués de 25 µm de longueur moyenne, à capitulum développé et aplati, corps assez large, légère aile latérale et pointe effilée, doublée par le gubernaculum en minces lames pas toujours nettes.

Queue conique d'une dizaine d'anneaux; glandes caudales dépassant antérieurement le niveau médian des spicules en place (fig. 1A).

Femelles

Habitus semblable à celui des mâles mais léger épaississement dans la région postérieure à la vulve. Dimorphisme sexuel au niveau de la taille des amphides (fig. 1D-E), de 6-8 µm de diamètre soit 60-72 % du diamètre céphalique correspondant (en moyenne 64 % au lieu de 74 %) et quatre paires de soies-support au lieu de trois chez les mâles.

Système reproducteur classique pour le genre, didelphe, amphidelphe, avec branches ovariennes repliées du même côté, le plus souvent à différents stades de développement (fig. 1C). Spermathèques peu claires. Vagin étroit et tubulaire, cuticularisé dans son tiers apical, manchon de fibres musculaires contractiles, et débouchant dans une chambre utérine impaire. Ouverture de la vulve à 66-71 % de la longueur totale depuis l'apex.

Juvéniles

Premiers stades I-III inconnus.

Stade IV : Habitus semblable à celui des adultes; même ornementation mais nombre moins élevé d'anneaux (84-88). Quatre soies céphaliques, amphides spiralées à enroulement ventral, un tour 1/3 et 4,3-5 µm de diamètre, soit 39-50 % du diamètre céphalique correspondant. Quatre rangées de soies ambulatoires au nombre de 5-6 extérieurement et 3-4 intérieurement. Une paire de deux soies-support de 15-16 µm de longueur.

Système reproducteur allongé, bien développé avec début de formation des spicules chez un jeune mâle. Neuf à dix anneaux pour la queue.

Diagnose différentielle : *Metepsilonema striatulum* sp. n. de par sa structure tant céphalique que spiculaire se montre très proche de *M. callosum*; il s'en différencie néanmoins par l'ornementation cuticulaire intermédiaire entre celle de *M. bermudae* et de *M. cuspidatum*, par la grande taille des amphides, la forme des spicules plus arqués et trapus, et légèrement plus courts.

Metepsilonema hardyi sp. n.

(Fig. 2A-I, a-e; pl. IB-C)

Matériel-type : Holotype ♂ 1 BN 49; paratypes 10 ♂♂, 11 ♀♀, 4 jv. BN 49-52, 84-89 (MNHN) et 42 ♂♂, 55 ♀♀, 31 jv. RIT 261-269, 271-288 (KBIN); autres types BN 74, 77-78, 90-93 et RIT 207-208, 218-219, 289, 292-301, 333-334.

Localités : **Guadeloupe**, Grande-Terre, anse de la Gourde, localité-type, prél. 45 (04.1979) 64 ♂♂, 82 ♀♀, 42 jv.; Le Moule, prél. 26 (04.1979) 20 ♂♂, 25 ♀♀, 7 jv. **La Désirade**, anse Petite Rivière, prél. 82 (03.1983) 1 ♂, 1 ♀.

HABITAT : Eaux d'imbibition des sédiments marins littoraux ; sables moyens (Md = 532 µm), bien classés (So = 1,4) et essentiellement coralliens (92 % CO3Ca).

ÉTYMOLOGIE : Espèce dédiée au comique américain des années 40, Oliver N. HARDY Jr.

MESURES : Tableau II.

TABLEAU II. — Mesures (longueurs exprimées en µm) de spécimens-types de *Metepsilonema hardyi* sp. n.

	Holotype	Paratypes : min.-max. (moy.)			Autres types		
	♂ 1	♂♂ (n = 15)	♀♀ (n = 15)	juv. IV (n = 14)	♂♂ (n = 11)	♀♀ (n = 9)	juv. IV (n = 3
L	260	250-300 (275)	215-280 (245)	185-240 (210)	220-260 (242)	225-290 (253)	215-220 (218)
N	105	101-107 (103)	100-106 (103)	94-97 (96)	99-105 (101)	102-108 (104)	92-95 (94)
amph	9	10-13 (11,2)	7-12 (9)	6,5-9 (7,7)	9,5-12 (10,3)	7,5-10 (8,8)	6,5-9 (8,2)
[%]	53	55-70 (62,2)	42-77 (53,4)	41-64(50,1)	52-71 (59,2)	47-59 (52,6)	46-64 (58)
cs	4,5	4,5-8 (6)	5-7 (5,7)	4,5-6 (5,1)	5-8 (6,3)	4,5-6 (5,3)	4-6 (4,8)
hw	17	17-19 (18,2)	16-21 (17,9)	14-16 (15,4)	14-18 (17,1)	16-18 (17)	14
hl		15-19 (16)	15-18 (16,1)	8-15 (11,1)	12-20 (16,2)	13-17 (14,8)	11-14 (12,5)
phs	12	10-14 (12,2)	11-13 (11,8)		11-16 (13,7)	9,5-13 (11,2)	
ss1	15	14-18 (15,5)	13-16 (15)	12-17 (15,2)	15-18 (16)	14-20 (16,2)	14-15 (14,7)
ss2	15	14-17 (15,3)	15-17 (15,6)	10-16 (12,7)	16-17 (16,7)	15-19 (16,8)	11-12 (11,5)
Asll	14	12-15 (13,5)	11-14 (12,6)	10-14 (12)	11-14 (12,3)	13-16 (14,3)	9,5-10 (9,7)
ph	37	39-47 (42,3)	38-45 (41,1)	37-52 (40,1)	39-45 (42,1)	40-50 (43,5)	36-45 (40,3)
mbd ph	28	25-31 (28,1)	26-35 (28,3)	24-32 (27,8)	21-27 (25,2)	24-34 (26,3)	26-29 (27,3)
mbd	37	32-38 (35,1)	34-50 (40,8)	26-41 (30,9)	22-32 (27,9)	30-44 (33,8)	29-32 (30)
(mbd)	11	10-14 (11,3)	9,5-12 (10,7)	7,5-11 (9,4)	8,5-14 (10,2)	8,5-11 (9,5)	9,5-11 (10,2)
abd	14	12-16 (14,6)	14-20 (16,1)	14-17 (15,2)	10-16 (13,9)	14-16 (14,7)	14 (14)
t	20	17-23 (20,1)	20-26 (22)	19-22 (19,9)	19-27 (22,2)	21-23 (21,8)	18-21 (20)
tmr	13	10-15 (13,5)	12-16 (14)	10-13 (11,6)	12-15 (13,9)	12-16 (14,1)	10-13 (12)
spic	35	29-37 (33,8)			31-35 (33)		
gub	5	5-8,5 (6,6)					
a	7	6,8-8,8 (7,8)	4,6-6,9 (6,1)	5,5-8,1 (6,7)	7,6-11 (8,8)	5,5-9,4 (7,6)	6,7-7,6 (7,3)
b	7	5,5-7,1 (6,5)	5,1-6,8 (6,1)	3,6-6,3 (5,3)	5,4-6,2 (5,7)	4,9-6,7 (5,9)	4,9-6,1 (5,5)
c	13	11,8-17 (13,8)	8,8-12,2 (11,2)	9,3-12 (10,6)	9,4-13,7 (11)	10,9-13 (11,8)	10,5-11 (10,9)
c'	1,4	1,2-1,6 (1,4)	1,2-1,6 (1,4)	1,1-1,5 (1,3)	1,3-2,3 (1,6)	1,3-1,6 (1,5)	1,3-1,5 (1,4)
V			75-83 (77,2)	76-79 (77,4)		75-82 (78,2)	79
mbd/(mbd)	3,4	2,6-3,8 (3,2)	3,2-4,5 (3,9)	3-4,1 (3,3)	1,9-3,5 (2,8)	2,9-4,1 (3,5)	2,9-3,1 (3)

DESCRIPTION

Mâles

Corps de petite taille, nettement sigmoïde et trapu ; région pharyngienne assez courte et moins fortement élargie que la région postérieure. Cuticule annelée, chez les spécimens de la série-type 101 à 107 (104) anneaux à couche hyaline externe débordante assurant un léger

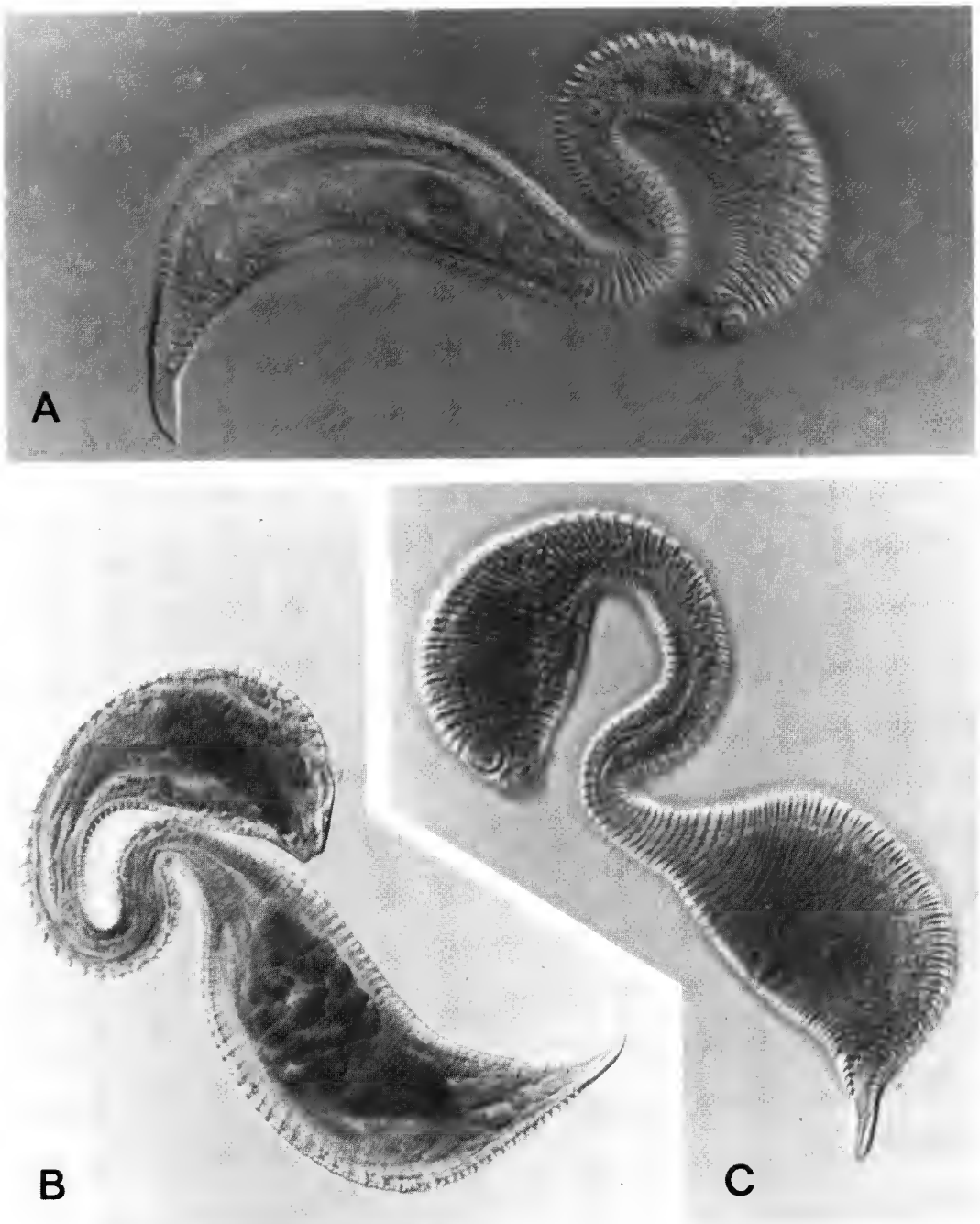


PLANCHE I. — *Metepsilonema striatulum* sp. n. : A, holotype ♂ 1 *in toto*. *Metepsilonema hardyi* sp. n., spécimens *in toto* : B, mâle et C, femelle.

recouvrement; chaque anneau présente une épaisse enveloppe cuticulaire à vaste lumière médiane (fig. 2a), toutefois réduite dans la partie rétrécie du corps (fig. 2b). En arrière de la région pharyngienne, cuticule légèrement striée (fig. 2D) et bord postérieur des anneaux irrégulier donnant l'impression d'une ornementation en perles. L'inversion des anneaux a lieu (fig. 2A) sur la face ventrale juste en arrière de la courbure dorsale (au 30e anneau pour l'holotype ♂ 1) et en trois fois dorsalement soit, à la hauteur du bulbe pharyngien (6e anneau, ♂ 1), de la partie rétrécie du corps à proximité de l'inversion ventrale (27e, ♂ 1) et de la courbure ventrale (46e, ♂ 1).

Fines soies somatiques à insertion très visible sur chaque anneau, disposées en rangées longitudinales : huit dans la région pharyngienne, quatre dans la partie rétrécie du corps. Soies ambulatoires légèrement recourbées, sur quatre rangées longitudinales et au nombre de 7-9 par rangées externes, 5-6 par rangées internes mais apparaissant souvent cassées. Deux paires de soies-support, ventro-sublatérales (fig. 2A, D).

Capsule céphalique à région labiale généralement invaginée chez les individus fixés, quatre courtes (4,5-6 µm) soies céphaliques et deux plus longues (11 µm) soies subcéphaliques en position ventro-sublatérale à proximité de la base de la tête (fig. 2B). Grandes amphides spiralées à 1 tour 1/3, 9-13 µm de large, soit 53-70 % du diamètre céphalique (série-type). Petite cavité buccale dépourvue de dent, mais parfois légère trace d'un denticule dorsal. Pharynx s'élargissant graduellement jusqu'au bulbe terminal bien développé, en avant duquel il présente un bref rétrécissement au niveau de l'anneau nerveux. Cardia indistinct. Intestin étroit, à fines granulations, en position dorsale à dorso-latérale, à gauche du système génital (fig. 2D).

Système reproducteur compact, limité à la partie postérieure élargie de l'animal. Testicule à spermatozoïdes globuleux, relativement grands (5 × 7,5 µm). Spicules minces, nettement arqués (fig. 2I), de 29-37 µm de long, à capitulum développé en forme de rotule, aile ventrale et partie distale aplatie (correspondant simplement à une zone élargie suivant l'angle d'observation). Gubernaculum en courte (5-8,5 µm) pièce recourbée.

Épaisse queue conique de 5-7 anneaux; glandes caudales développées en deçà de l'orifice cloacal (fig. 2D).

Femelles

Habitus semblable à celui des mâles avec élargissement postérieur encore plus prononcé; même ornementation des 100-106 (103) anneaux cuticulaires des paratypes [102-108 (104) pour les autres spécimens]. Amphides uniquement un peu plus petites que celles des mâles (53 contre 62 %, en moyenne). Soies ambulatoires et support analogues à celles des mâles.

Système reproducteur didelphe, amphidelphe avec branches ovariennes repliées soit antérieure vers la gauche et postérieure vers la droite (fig. 2G) ou l'inverse, soit toutes deux du même côté, gauche par exemple (fig. 2F); intestin en position dorsale ou dorso-latérale à droite du système génital. Vagin à courte partie distale nettement cuticularisée et plus faible région proximale entourée d'une puissante musculature contractile. Vulve ouvrant à la moitié de la partie postérieure du corps (75-83 % de la longueur totale depuis l'apex).

Juvéniles

Premiers stades I-III inconnus.

Stade IV : Habitus semblable à celui des adultes (fig. 2H); nombre moins élevé d'anneaux

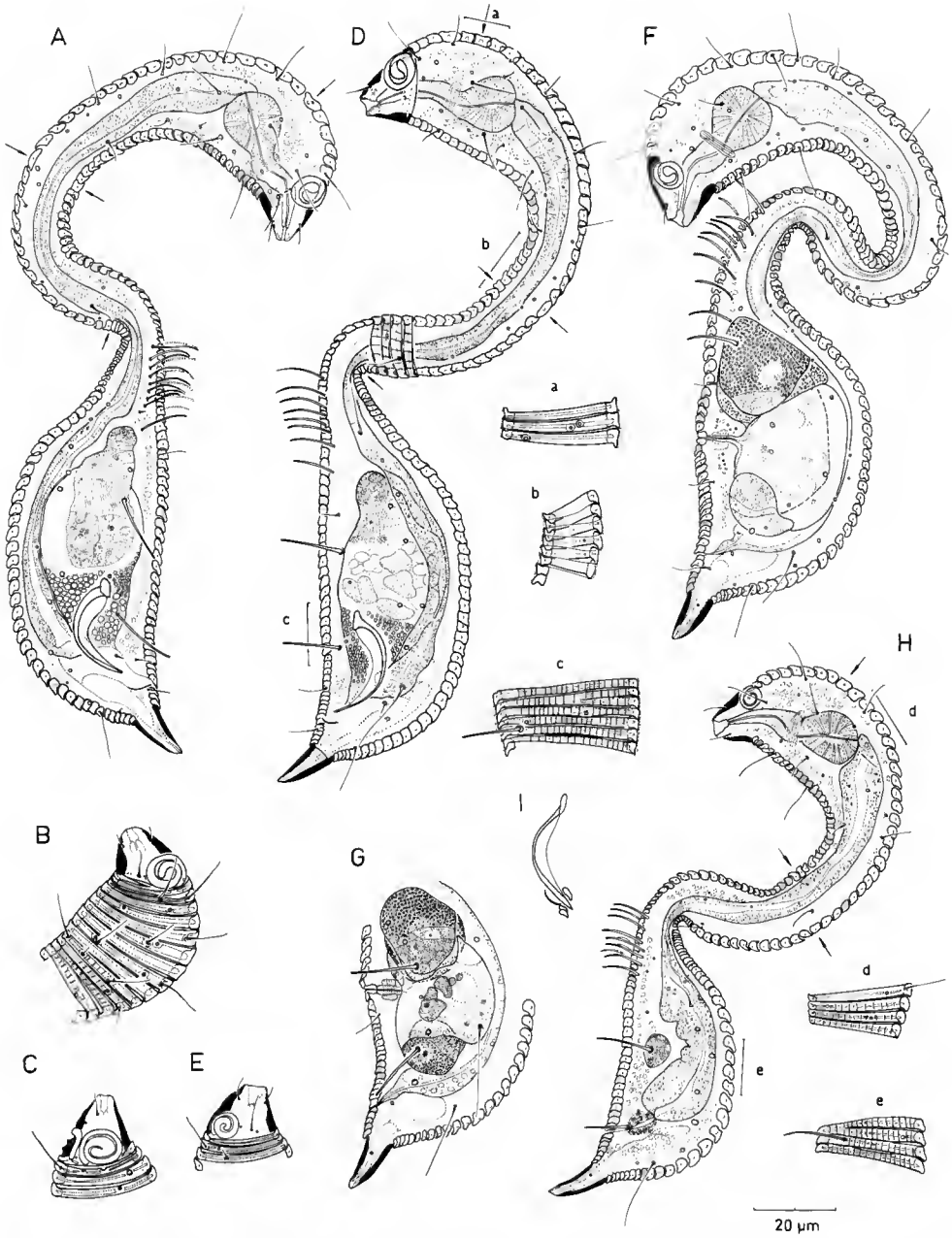


FIG. 2. — *Metepsilonema hardyi* sp. n. : A, morphologie interne en coupe optique sagittale d'un paratype mâle; B-C, parties antérieures de paratypes mâles; D, holotype ♂ 1 morphologie interne en coupe optique sagittale et a-b-c, détails de l'ornementation cuticulaire des zones annelées délimitées sur l'habitus; E, partie antérieure d'un paratype femelle; F, morphologie interne en coupe optique sagittale d'un paratype femelle; G, appareil reproducteur femelle; H, morphologie interne d'un jeune mâle et d-e, détails de l'ornementation de ses anneaux; I, appareil copulateur d'un paratype mâle.

(94-97, série-type) particulièrement épais et à étroite lumière mais présentant une ornementation semblable à celle notée pour les mâles. Sur la capsule céphalique quatre soies et amphides spiralées à légèrement plus d'un tour, enroulement ventral, occupant la moitié du diamètre céphalique (50 et 58 % en moyenne, série-type et autres spécimens respectivement). Quatre rangées de soies ambulatoires, 6-8 extérieurement et 3-5 à l'intérieur. Deux soies-support sur chacun des côtés (fig. 2H).

Système reproducteur assez court (5,5-31 μm) ; ébauche de spicules chez les jeunes mâles et vulve ouvrant à 76-79 % de longueur totale chez les jeunes femelles.

Sept à huit anneaux pour la queue.

Diagnose différentielle : *Metepsilonema hardyi* sp. n. se distingue des autres espèces du genre par sa corpulence (encore plus prononcée que pour *M. glutinosum*) liée à sa petite taille, les soies-support paires au nombre très caractéristique de deux pour chaque sexe, le grand diamètre des amphides spiralées (> 50 %, inférieur toutefois à celui de *M. striatulum* sp. n.),le nombre d'anneaux (103 en moyenne) et leur ornementation, ainsi que par la longueur (33 μm en moyenne) et la structure particulière des spicules minces et arqués à net capitulum arrondi.

Metepsilonema laureli sp. n.
(Fig. 3A-I)

Matériel-type : Holotype ♂1 BN 77 ; paratypes 3 ♂♂, 3 ♀♀ BN 75, 77-78 (MNHN) et 5 ♂♂, 5 ♀♀, 1 jv. RIT 209, 292, 294-297, 299-301 (KBIN) ; autres types AN 630, 647-648, BN 79-83 et RIT 137.

Localités : **Guadeloupe**, Grande-Terre, Le Moule, localité-type, prél. 26 (04.1979) 22 ♂♂, 19 ♀♀, 4 jv. **Iles des Saintes**, plage de Pompierre, prél. 35 (04.1979) 14 ♂♂, 1 ♀ et prél. 37 1 ♂.

Habitat : Eaux d'imbibition des sédiments marins littoraux ; sables fins à grossiers (Md = 176 et 578 μm), coralliens (69 et 93 % CO3Ca).

Étymologie : Espèce dédiée, comme la précédente, à un comique américain, Stan Laurel (= Arthur Stanley Jefferson), partenaire fluet du corpulent Hardy, en raison des grandes affinités de ces deux nouveaux *Metepsilonema* différant toutefois par l'épaisseur de leur corps.

Mesures : Tableau III.

Description

Mâles

Corps menu et sigmoïforme. Anneaux légèrement emboîtants, 98-102 (100) pour la série-type, épais et à cuticule délimitant une lumière médiane nettement élargie dans ceux de la partie antérieure du corps (fig. 3B). Cuticule finement striée au niveau de la courbure ventrale et plus fortement, en fines cannelures, entre les deux courbures ventrale et dorsale ; à partir de cette dernière, le bord postérieur des anneaux est irrégulier et dentelé, particulièrement dans la région des soies ambulatoires. Inversion des anneaux (fléchée fig. 3A, C), ventralement au niveau de la courbure dorsale (entre les 21-22es, ♂ 1) et dorsalement en trois endroits : au niveau de l'anneau nerveux (4e anneau, ♂ 1), de la zone rétrécie du corps (27e, ♂ 1), et de la courbure ventrale (44-45es, ♂ 1).

TABLEAU III. — Mesures (longueurs exprimées en μm) de spécimens-types de *Metepsilonema laureli* sp. n.

	Holotype ♂ 1	Paratypes : min.-max. (moy.) ♂♂ (n = 8)	♀♀ (n = 6)	Les Saintes ♂♂ (n = 6)
L	240	220-235 (227,5)	200-225 (212)	205-235 (222)
N	101	98-102 (100)	100-106 (103)	
amph	10	9-11 (10,1)	7-8 (7,5)	9-12 (10,5)
[%]	66	55-69 (63,6)	44-57 (51,2)	57-80 (66,8)
cs	5,5	5-8 (6)	5-6 (5,4)	6-7 (6,7)
subc s	9	9-11 (10,4)	9-11 (10,1)	
hw	15	14-19 (16,2)	14-17 (14,8)	14-18 (16,8)
hl		15-18 (16,2)	13-15 (13,7)	17-19 (17,7)
phs		15-17 (15,7)		14-17 (14,8)
ss1	16	8-16 (13,5)	14-17 (15,4)	13-17 (14,7)
ss2	17	8-16 (13,7)	14-16 (15,2)	
ss3	17	16-17 (16,5)	15-17 (15,8)	
ss4			11-16 (12,4)	
Asll	11	10-16 (13)	11	
ph	40	43-47 (45,3)	37-46 (41,7)	40-48 (45,2)
mbd ph	22	20-22 (21,2)	18-22 (20)	19-23 (21)
mbd	22	21-25 (23)	26-27 (26,7)	22-26 (23,8)
(mbd)	9,5	8,5-11 (9,7)	8,5-10 (9)	8,5-11 (9,9)
abd	9,5	9-13 (10,8)	8-10 (9,2)	11-12 (11,5)
t	23	23-26 (24,7)	20-24 (22)	21-25 (23)
tmr	18	11-15 (13,1)	11-13 (11,7)	12-13 (12,2)
spic	31	29-35 (31,8)		28-31 (30,2)
gub	6,5	5,5-8 (6,7)		7-10 -8,3)
a	10,9	9,4-11 (10,0)	7,6-8,5 (8,1)	8,7-10,2 (9,3)
b	6,0	4,8-5,6 (5,1)	4,7-5,5 (5,2)	4,6-5,5 (4,9)
c	10,4	8,8-9,8 (9,2)	8,9-11 (9,8)	8,2-10,7 (9,7)
c′	2,4	1,9-2,9 (2,3)	2,2-2,7 (2,4)	1,9-2,2 (2,0)
V			69,5-74,5 (71,4)	
mbd/(mbd)	2,3	2,1-2,8 (2,4)	2,7-3,2 (3,0)	

Soies somatiques fines, à insertion nette, rares en dehors de la zone pharyngienne où elles sont plus ou moins alignées sur huit rangées et sur quatre à six ensuite. Soies ambulatoires légèrement coudées, en quatre rangées longitudinales, au nombre de 6-8 extérieurement, 5-7 à l'intérieur. Trois paires de soies-support ventro-sublatérales (fig. 3C); il est à noter que la dernière paire de soies ambulatoires de la rangée externe peut parfois être prise pour une première paire de soies-support.

Capsule céphalique à lèvres le plus souvent invaginées (fig. 3A-C, E-F), rarement étendues après fixation (fig. 3G). Quatre soies céphaliques courtes (moyenne de 6 μm) et deux soies subcéphaliques (10 μm) en position ventro-sublatérale à proximité du bord antérieur de l'amphide. Quelques petites soies additionnelles parfois présentes. Grande amphide (9-11 μm

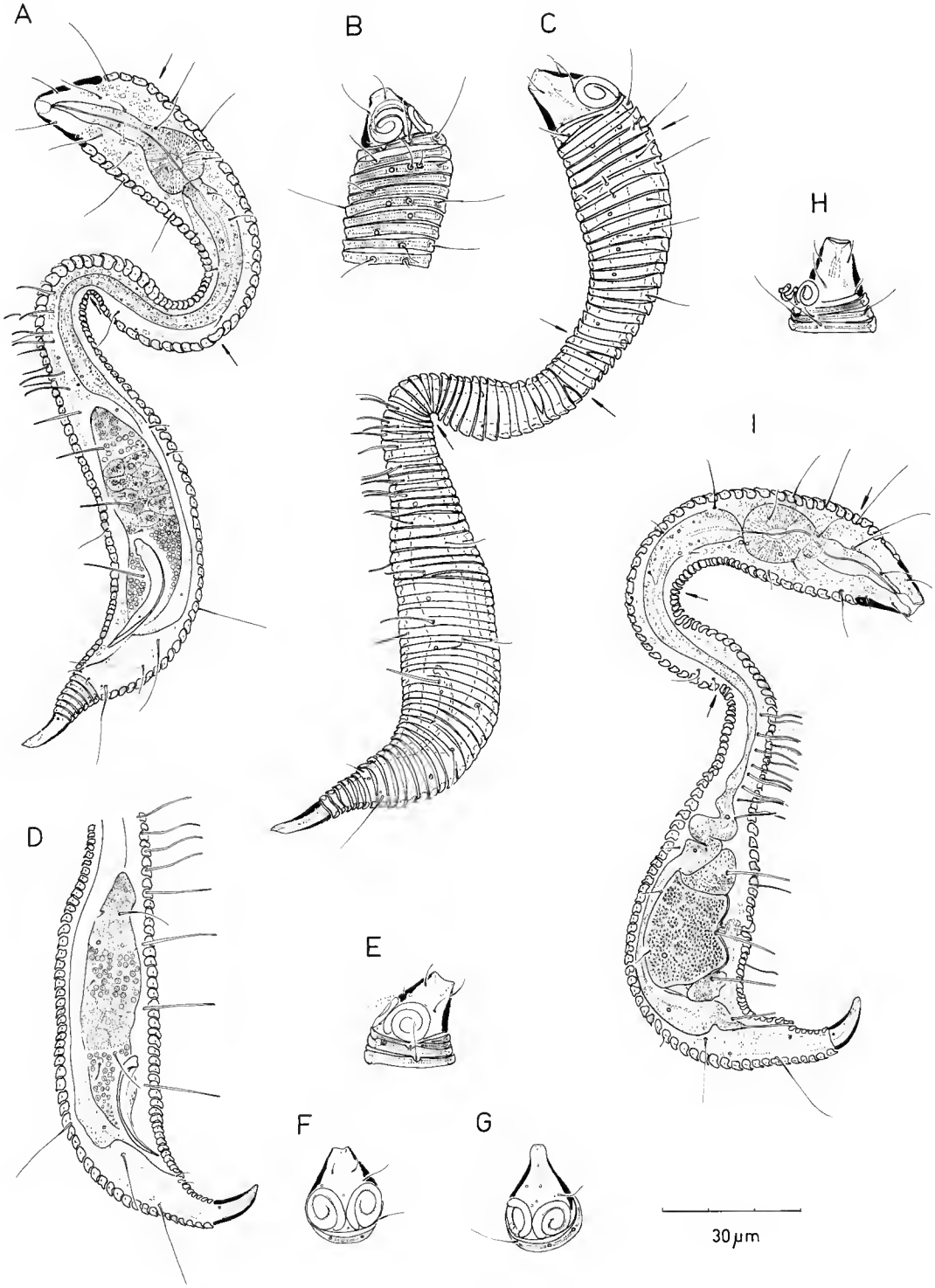


FIG. 3. — *Metepsilonema laureli* sp. n. : A, holotype ♂ 1 morphologie interne en coupe optique sagittale et B, partie antérieure; C, habitus d'un paratype mâle; D, appareil reproducteur et E, partie antérieure d'un mâle; F-G, vue dorsale de la région céphalique de spécimens mâles à lèvres respectivement rétractées et étendues; H, partie antérieure d'un paratype femelle.

soit 55-69 % du diamètre céphalique, série-type) spiralée à enroulement ventral et 1 tour 1/3; corpus gelatum souvent déroulé à l'extérieur de la fovea (fig. 3B, E).

Cavité buccale petite et dépourvue de dent. Pharynx s'élargissant progressivement, fort bulbe terminal en arrière d'un léger étranglement au niveau de l'anneau nerveux. Cardia indistinct. Intestin cylindrique et étroit finement granuleux, dorsal à subdorsal et à gauche du système génital.

Système reproducteur typique pour le genre, court testicule débutant au niveau des dernières soies ambulatoires. Spicules (30,5 µm de longueur moyenne, série-type) légèrement arqués à capitulum développé, corps étroit, extrémité aplatie et claire aile ventrale (fig. 3A, D). Gubernaculum petit et recourbé, difficile à distinguer.

Queue conique à 7-8 anneaux; glandes caudales développées en deçà de l'orifice cloacal (fig. 3A, D).

Femelles

Habitus semblable à celui des mâles mais plus élargi postérieurement. Anneaux en nombre légèrement supérieur (103 en moyenne) mais à même ornementation; parfois présence de fines stries à partir de la base de la région pharyngienne et légères vacuoles sur la zone rétrécie. Amphides de diamètre un peu plus faible (7,5; 51 % en moyenne) que pour les mâles. Quatre paires de soies-support.

Système reproducteur didelphe, amphidelphe, avec branches ovariennes repliées soit inversement (fig. 3I) soit du même côté; en position nettement ventrale par rapport à l'intestin. Vagin en deux parties, distale courte et bien cuticularisée, proximale plus longue à paroi mince entourée d'une puissante musculature contractile. Vulve ouvrant à 71 % en moyenne de la longueur totale depuis l'apex.

Juvéniles inconnus.

Diagnose différentielle : *Metepsilonema laureli* sp. n. présente de nombreux caractères reconnus chez *M. hardyi* sp. n. tels que la petite taille, les grandes amphides, la structure céphalique et celle de l'appareil copulateur; ornementation, nombre des anneaux et longueur des spicules sont semblables (pour ces derniers, les différences sont de l'ordre de valeur des limites de variabilité spécifique). Mais les caractères discriminants sont l'habitus, assez mince alors que remarquablement trapu pour *M. hardyi*, et le nombre de paires de soies-support, de trois pour les mâles et quatre pour les femelles mais toujours égal à deux chez *M. hardyi*. La position de la vulve est légèrement antérieure pour *M. laureli* (69-74 % mais 75-83 % pour *M. hardyi*); les spicules de *M. hardyi* semblent plus fortement arqués, toutefois ceci peut être en rapport avec l'angle sous lequel le spécimen est observé. La queue, conique, est plus effilée chez *M. laureli* (c = 2,0-2,4) que chez *M. hardyi* (c' = 1,3-1,6).

Metepsilonema callosum Lorenzen, 1973
(Fig. 4)

Metepsilonema callosum Lorenzen, 1973 : 71-73, fig. 18 a-g; Clasing 1984 : 172-174, fig. 12.

Matériel : AN 480, 569, 630, BN 36-37, 50, 53, 54, 73, 94-97 (MNHN); RIT 82, 165, 207, 209, 215, 218, 220, 241, 289, 292-293, 296, 298, 300, 333, 334 (KBIN).

Localités : **Guadeloupe**, Grande-Terre, anse Laborde, prél. 55 (04.1979) 1 ♂, prél. 26 (12.1982) 3 ♂♂, 1 ♀ et 45 2 ♂♂, 1 ♀, prél. 247 (05.1984) 6 ♂♂, 6 ♀♀, 1 jv., prél. 323 (11.1984) 5 ♂♂, 3 ♀♀, 2 jv. et 326 2 ♂♂; Le Moule, prél. 24 (04.1979) 1 ♂, 1 ♀ et 26 15 ♂♂, 15 ♀♀, 3 jv., prél. 150 (12.1983) 1 j♂; anse de la Gourde, prél. 12 (12.1982) 2 ♀♀ et 13 1 ♂, 3 ♀♀, 1 jv.; plage de Gosier, prél. 40 (04.1979) 2 ♂♂, 6 ♀♀, 9 jv. et 41 ♂♂, 2 ♀♀. Basse-Terre, anse Dupuy, prél. 28 (04.1979) 4 ♂♂, 1 ♀, 1 jv. Embouchure Canal Perrin, prél. 10 (04.1979) 1 ♂. **La Désirade**, anse Petite Rivière, prél. 85 (03.1983) 3 ♂♂, 7 ♀♀, 1 jv. **Iles des Saintes**, plage de Pompierre, prél. 35 (04.1979) 5 ♂♂, 3 ♀♀ et 37 19 ♂♂, 14 ♀♀; Grosse Pointe, prél. 38 (04.1979) 1 ♂, prél. 224 (04.1984) 1 ♀.

Habitat : Eaux d'imbibition des sédiments marins littoraux; sables moyens à grossiers (Md = 200-600 µm), coralliens (70-95 % CO3Ca) à l'exception de l'anse Dupuy à sédiment très hétérométrique (2 500 µm) et peu calcaire (3,5 %) mais à grande porosité.

Mesures : Tableau IV.

Tableau IV. — Mesures (longueurs exprimées en µm) de quelques *Metepsilonema callosum* Lorenzen, 1973.

	♂♂ (n = 7) min-max (moy)	♀♀ (n = 6)
L	205-295 (250)	205-265 (228)
N	99-106 (103)	101-105 (103)
amph	5,5-8 (6,5)	4-5 (4,3)
[%]	37-48 (41)	25-34 (30)
cs	5-6 (5,7)	4-5,5 (4,3)
hw; hl	15-19 (16); 12-18 (15)	12-16 (15); 12-15 (13)
phs	10-15 (12,8)	10-14 (13)
ssl	10-17 (13,5)	13-17 (15)
ph	38-45 (43,4)	40-52 (46)
mbd ph	22-25 (23,8)	21-24 (22,7)
mbd	26-31 (27,5)	28-30 (28,7)
(mbd)	9-12 (10,5)	10-12 (11)
abd	12-18 (14,3)	11-13 (12)
t	22-30 (25,5)	22-26 (23,5)
tmr	11-13 (11,8)	11-12 (11,3)
spic	40-45 (42,5)	
a	7,7-11,3 (9,1)	7,2-9,5 (7,9)
b	4,5-6,6 (5,8)	4,5-5,8 (4,9)
c	8,2-11,3 (9,8)	8,9-10,2 (9,7)
c'	1,7-2,1 (1,8)	1,8-2,3 (1,9)
V		66,4-70,7 (69,3)
mbd/(mbd)	2,2-3,1 (2,3)	2,4-3,0 (2,6)

Remarques additionnelles

Metepsilonema callosum a été décrit sur un riche matériel chilien et retrouvé en grand nombre aux Galapagos où les jeunes des stades III et IV ont été observés (Clasing, 1984).

Les spécimens du littoral des Petites Antilles répondent parfaitement à la diagnose

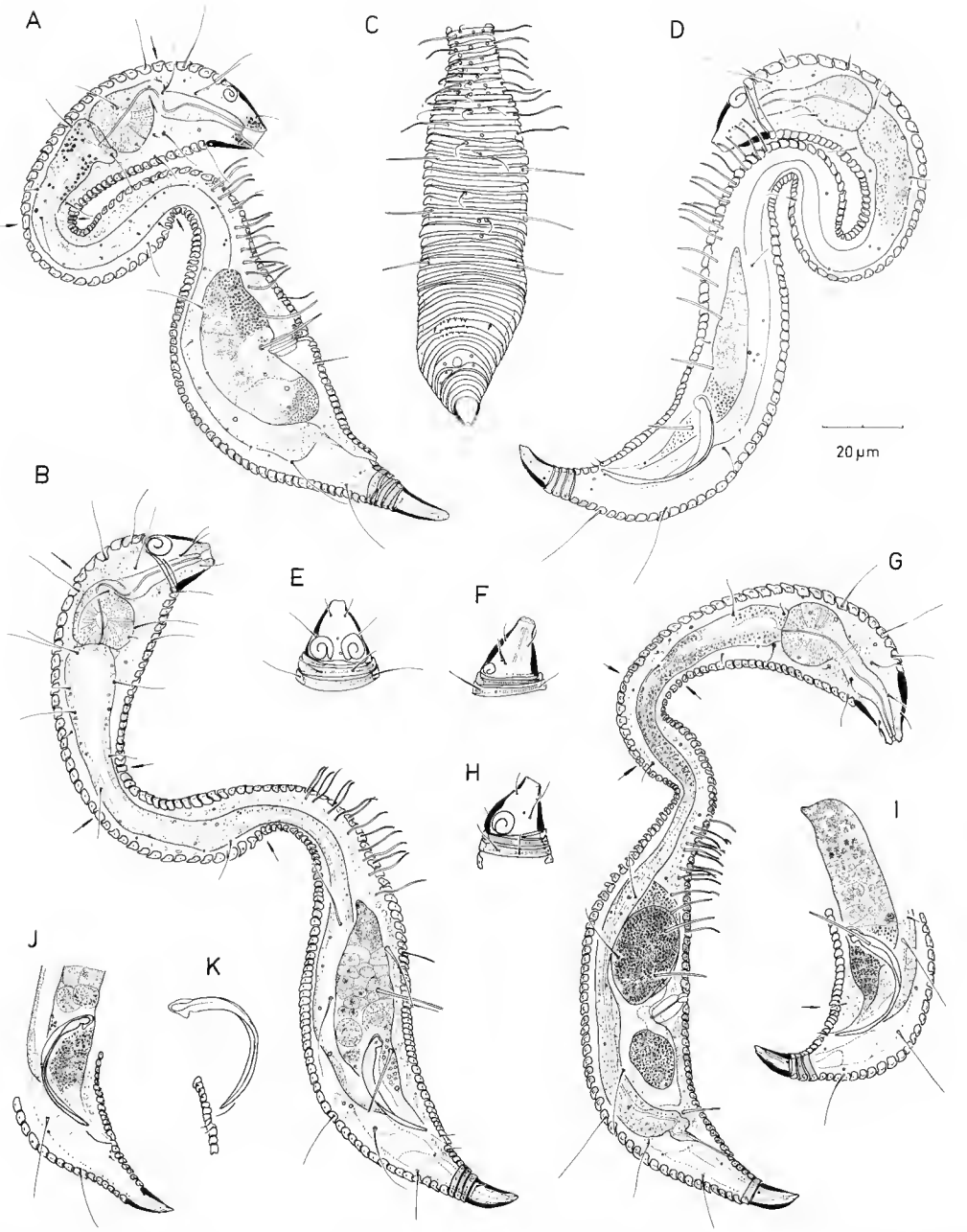


FIG. 4. — *Metepsilonema callosum* Lorenzen, 1973 : A, morphologie interne en coupe optique sagittale d'un paratype femelle et B, d'un paratype mâle; C, partie postérieure d'un mâle, en vue ventrale; D, morphologie interne en coupe optique sagittale, d'un mâle; E, partie antérieure d'un mâle, en vue dorsale; F, vue latérale de la tête et G, morphologie interne d'une même femelle; H, région céphalique et I, appareil reproducteur de spécimens mâles; J, appareil copulateur; K, détail d'un spicule.

originale de l'espèce dont des paratypes mâle (fig. 4B) et femelle (fig. 4A) ont pu être étudiés (lame NSIMB 546k, prêt Dr. Franz RIEMANN, collections Institut Meeresforschung Bremerhaven). Les inversions des anneaux (trois dorsales et une ventrale) existant chez cette espèce, comme chez *M. hardyi* et *M. laureli*, ont encore été signalées chez *M. clasingae* et *M. leptaleum* Lorenzen, 1973. Toutefois, deux rangées de trois soies-support seulement pour les mâles (comme chez le paratype NSIMB 546K ; fig.4B) sont nettement visibles et tout particulièrement en vue ventrale (fig. 4C). Ainsi s'observe également la seule ornementation des anneaux cuticulaires, lisses sur tout le corps, sauf au niveau des anneaux précloacaux dont le bord postérieur est légèrement dentelé. La queue comporte six-sept anneaux. De plus, la taille des spicules est ici supérieure à 40 µm, alors qu'elle est de 30 µm chez le type, et de 24-29 µm d'après CLASING. La variabilité de la longueur des spicules a déjà été notée pour les Epsilonematidae chez *M. bermudae* (cf. DECRAEMER & GOURBAULT, 1990, p. 36).

Remerciements

Prospections subventionnées par la Mission Muséum Antilles (1979-1982) et par le protocole Muséum-Ministère de l'Environnement. Collaboration technique Marie-Noëlle HELLÉOUET, MNHN.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CLASING, E., 1984. — Interstitielle Fauna von Galapagos. XXXII. Epsilonematidae (Nematodes). *Microfauna mar.*, **1** : 149-189.

DECRAEMER, W., & N. GOURBAULT, 1990. — Marine nematodes from Guadeloupe. IX. The genus *Metepsilonema* (Epsilonematidae). *Bull. K. Belg. Inst. Nat.*, Biologie, **59** : 25-38, 1989.

LORENZEN, S., 1973. — Die Familie Epsilonematidae (Nematodes). *Mikrofauna Meeres.*, **25** : 1-86.

STEINER, G., 1927. — Epsilonematidae, a new nemic family. *J. Parasit.*, **14** : 65-66.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, n° 2 : 401-414.

Révision du genre *Acherontiella* Absolon, 1913 (Insecta, Collembola)

par Jean-Marc THIBAUD

Résumé. — Révision du genre *Acherontiella* avec un historique, une étude biogéographique, morphologique et chétotaxique des espèces le composant. Description de *A. thai* n. sp. de Thaïlande. Clé de détermination.

Abstract. — Revision of the genus *Acherontiella*, with historical, biogeographical, morphological and chaetotaxical studies of this species. Description of *A. thai* sp. n. from Thaïland. Key to the species of this genus.

J.-M. THIBAUD, *Laboratoire d'Entomologie du Muséum national d'Histoire naturelle, 45, rue Buffon, F. 75005 Paris.*

I. HISTORIQUE ET RÉVISION DES ESPÈCES

En 1913, ABSOLON défini le genre *Acherontiella* par les caractères suivants : corps de forme « Onychiurienne » ; tégument fin et granuleux ; pièces buccales broyeuses ; absence de cornéule, d'organe postantennaire, d'empodium, de rétinacle, de furca, de papille anale et d'épine anale ; organe postantennaire III normal des Hypogastruridae ; organe antennaire IV avec 4 vésicules sensorielles globuleuses et proximales (3 externes 1 dorsale), une vésicule sensorielle cylindrique et 4 cônes sensoriels distaux. Forme cavernicole.

1. **A. onychiuriformis** Absolon, 1913

L'espèce générique, *A. onychiuriformis*, a été trouvée dans le guano d'une grotte d'Algérie. Dans sa description ABSOLON signale, en plus des caractères génériques cités ci-dessus, que cette espèce est petite (0,8 à 1 mm) et blanche, que les tibiotarses ne portent pas d'ergot capité et, enfin, que les griffes sont longues, simples et sans dent.

ABSOLON signalait aussi que son nouveau genre était voisin du genre *Willemia*, dont il se différenciait par l'absence d'organe postantennaire et d'empodium et surtout par les 4 sensilles globuleuses de l'antenne IV.

Nous avons pu examiner cette espèce grâce à l'obligeance de notre collègue et ami le Professeur J. RUSEK qui nous a aimablement prêté deux exemplaires, nous l'en remercions ici. Malgré l'assez mauvais état de ceux-ci, nous pouvons faire quelques remarques.

Ainsi, pour l'article antennaire IV, si les 4 vésicules sensorielles globuleuses sont bien visibles et ne posent pas de problème, nous pensons que l'on peut assimiler « la vésicule sensorielle cylindrique » à la vésicule apicale exsertile classique chez les Hypogastruridae, et que les 4 « cônes sensoriels distaux avec des poils apicaux » se retrouvent aussi chez toutes les espèces de ce genre. L'antenne IV est donc du même type que celles des autres *Acherontiella* décrites ensuite.

Les griffes présentent parfois une petite dent ventrale médiane. Formule labrale : 4/5, 5, 4 ; deux des quatre soies antérieures, les médianes, sont épaissies et transformées en « épines ». La chétotaxie dorsale semble proche de celle de *A. cassagnaui.*

2. **A. cavernicola** (Tarsia in Curia, 1941)

En 1941, Tarsia in Curia décrit *Willemia cavernicola* que Gisin, en 1951, place dans le sous-genre *Acherontiella.* Là encore, cette espèce connue par 23 individus d'une grotte du nord de l'Italie (vers Iseo-Brescia) n'a jamais été retrouvée, ni redécrite.

D'après la description originelle, *A. cavernicola* est blanche, mesure 1,1 mm, porte sur l'article antennaire IV quatre sensilles plus ou moins globuleuses, possède sur les tibiotarses deux ergots plus ou moins capités et les griffes, sans dent, portent un empodium filiforme (mais Gisin, en 1960, se demande « si [Tarsia in Curia] ne l'a pas confondu avec les poils du prétarse ? ») ; présence de 2 petites épines anales.

3. **A. sabina** Bonet, 1945

En 1945, Bonet décrit très méticuleusement cette espèce sur 27 individus. Elle se caractérise par ses 4 sensilles cylindriques allongées sur l'article antennaire IV, ses 2 ergots capités aux tibiotarses, sa dent ventrale au tiers distal des griffes et ses 2 petites épines anales. Bonet signale quelques cas tératologiques dans les épines anales et les antennes. Il note cependant le peu de variabilité, tant dans la morphologie que dans la chétotaxie, chez cette espèce connue en nombreux exemplaires de deux grottes du Mexique éloignées de 500 km entre elles. En 1946, Bonet la retrouve dans deux autres grottes, à 80 km de la grotte typique et dans une station épigée, à 150 km, sur un tronc pourri de *Ficus* sp. dans une zone tropicale, néanmoins proche de l'entrée d'une autre grotte.

En 1948, Delamare place cette espèce dans le nouveau genre *Acherontiellina* (voir plus loin), qu'il remet ensuite en synonymie avec le premier (Cassagnau et Delamare, 1955).

En 1967, nous en décrivons la chétotaxie dorsale qui est très stable, avec peu de variations individuelles et d'asymétries, et assez complète.

En 1980, Christiansen et Bellinger signalent cette espèce des nids de rats au Nouveau Mexique (États-Unis d'Amérique) ; ils ajoutent que la chétotaxie est très variable. En 1982, Palacios-Vargas la trouve sur la fourrure de rongeurs au Mexique et, en 1986, Christiansen et Raddell la capturent dans d'autres grottes du Mexique.

Après examen de quelques exemplaires, ajoutons que *A. sabina* porte, aux trochanters I, II, III, respectivement 5, 5 et 5 poils, aux fémurs 12, 12 et 10 poils et aux tibiotarses 20, 20 et 19

poils. Rappelons aussi que la formule des soies labrales est : 4/5, 5, 4 (fig. 5), avec sur le rang antérieur 4 soies plus épaisses, lisses et égales (PALACIOS-VARGAS et THIBAUD, 1985; fig. 5 e).

4. **A. epigea** Bonet, 1945

Toujours en 1945, BONET décrit *Acherontiella epigea* sur un unique exemplaire trouvé dans le sol d'une région sèche du Mexique, et présentant une « anomalie » sur une antenne.

Elle est très proche de *A. sabina* dont elle diffère par la possession d'un seul ergot plus ou moins capité aux tibiotarses et par la position d'une dent ventrale de la griffe.

En 1948, DELAMARE la place dans le nouveau genre *Acherontiellina*, qu'il remet ensuite en synonymie avec le premier (CASSAGNAU et DELAMARE, 1955).

En 1985, PALACIOS-VARGAS et THIBAUD en décrivent la chétotaxie dorsale d'après une dizaine d'individus trouvés au Mexique à Durango, dans de la litière. Cette chétotaxie est un peu moins fournie que chez *A. sabina*. Les trochanters I, II et III portent, respectivement, 5, 5 et 4 soies, les fémurs 11, 11 et 10 soies et les tibiotarses 19, 19 et 18 soies. Ajoutons enfin que cette espèce porte sur le labre 4 soies antérieures fines, lisses et égales.

5. **A. variabilis** Delamare, 1948

En 1948, DELAMARE décrit cette espèce d'après une vingtaine d'individus de deux grottes d'Ardèche et d'une du Gard, vivant sur le guano de Chauves-souris. Celle-ci, sans épine anale, se caractérise par le nombre variable de sensilles globuleuses à l'article antennaire IV [5 (65 %) ou 6 (34 %), très rarement 4], par la possession de deux ergots capités aux tibiotarses et par des griffes sans dent. GISIN (1960) la signale dans deux grottes plus nordiques, en Saône-et-Loire et dans le Doubs (France).

En 1967, nous en décrivons la chétotaxie dorsale, chétotaxie assez variable, souvent incomplète d'un individu à l'autre et avec beaucoup d'asymétries. La même année, nous retrouvons cette espèce dans le guano d'une grotte de l'Ariège (France), en étudions l'anatomie du cerveau et constatons la disparition des lobes optiques.La régression oculaire est ici totale (THIBAUD, 1967).

Après examen du matériel de l'Ardèche et de l'Ariège, ajoutons que le labre porte sur la rangée antérieure 2 soies épaisses et transformées en « épines » plus ou moins dentées ou crénelées selon l'angle de vue (fig. 1) : 4/5, 5, 4.

Nous avons aussi effectué, sur 25 individus, une étude de la variabilité du nombre de sensilles globuleuses à l'article antennaire IV = 3 : 2 %; 4 : 44 %; 5 : 24 %; 6 : 16 %; 7 : 12 % et 8 : 2 %. Cela modifie sensiblement les pourcentages donnés par DELAMARE. Il y a parfois des asymétries portant sur une sensille, très rarement deux, entre les articles antennaires IV gauche et droit.

Après sa description de *variabilis*, DELAMARE présente des remarques sur les genres *Acherontiella* et *Acherontides*. Il écrit « qu'ils forment un groupe relativement homogène incontestablement dérivé de Xenylliens lucicoles ». Il y inclut aussi un nouveau genre pholéophile *Xenyllina*, à la cryptopygie assez accentuée. Il ajoute qu'un « stade de pholéobiose a précédé historiquement le stade de la guanobiose », et poursuit en observant que la « grande

ancienneté des mœurs, en retour, légitimera les coupures systématiques nécessaires d'établir entre les formes d'*Acherontiella* », cela permettant de mieux comprendre les divergences existant entre les *Acherontiella* paléarctiques et néarctiques.

DELAMARE pense que les *Acherontiella* dérivent des *Acherontides*, formes encore pourvues d'une furca. Il souligne aussi que les formes mexicaines, *Acherontides* ou *Acherontiella*, ont des sensilles de l'article antennaire IV allongées, alors que toutes les formes paléarctiques les ont globuleuses. Il divise donc les *Acherontiella* en deux genres : l'un paléarctique (sensilles art. ant. IV globuleuses, sans épine anale et griffes sans dent), *Acherontiella* Absolon ; l'autre, néarctique (sensilles art. ant. IV allongées, avec deux épines anales et une dent aux griffes), *Acherontiellina* n. g. Mais DELAMARE ne prenait pas en compte *A. cavernicola* d'Italie qui, rappelons-le, possède deux épines anales...

6. **A. xenylliformis** Gisin, 1951

En 1951, GISIN décrit cette espèce d'après 15 individus du guano de Chauves-souris d'une grotte du Maroc. Elle est très voisine de *A. onychiuriformis* dont elle se différencie par la présence de 2 ergots légèrement, mais distinctement, capités. Elle est aussi très proche de *A. cavernicola* dont elle diffère par l'absence d'épine anale et de *A. variabilis* dont elle s'éloigne par le nombre de sensilles à l'art. ant. IV. Comme le remarque GISIN « *A. xenylliformis* ne semble pas avoir de caractères très spéciaux ; mais il les présente dans une combinaison originale ».

En 1962, DA GAMA la signale dans le guano de deux grottes du Portugal, ainsi que dans une deuxième grotte du Maroc.

Nous avons examiné une dizaine de paratypes de GISIN. Signalons qu'un individu a un article antennaire IV gauche avec une sensille globuleuse supplémentaire en position dorsale (5 + 4). Notons aussi que la griffe présente toujours une dent, plus ou moins développée, au 2/3 ventral.

La chétotaxie dorsale est très variable. Il y a ainsi sur la tête 2 ou 3 soies oculaires, pas de V_1 mais une V_2 ou l'inverse, pas de sd_1, ni de sd_2.

Le thorax I porte 3 + 3 ou 4 + 4 ou 5 + 5 soies. Les thorax II et III portent chacun 3 rangées de soies avec respectivement : 4 + 4 ou 3 + 3 (a_3 absente) ; 3 + 3 ou 2 + 2 (pas de m_1) ou 1 + 1 (pas de m_1, ni de m_2) ; 4 + 4 soies (S.S. en p_4 et m_6).

Les abdomens I, II et III portent chacun 2 rangées de soies avec, respectivement, 6 + 6 ou 5 + 5 (a_3 absente) ; 6 +6 ou 5 + 5 (p_3 ou p_6 absente), (S.S. en p_6). L'abdomen IV porte 3 rangées de soies avec, respectivement, 3 + 3 (pas de a_4), 2 + 2 (pas de m_1, ni de m_2) ou 1 + 1 (pas de m_3) et 4 + 4 (pas de p_4), (S.S. en p_5). L'abdomen V porte 2 rangées de 3 + 3 soies chacune, (S.S. en p_3).

Cette chétotaxie, très variable rappelons-le, est donc assez fournie et proche de celle de *A. sabina*.

Les 2 soies labrales antérieures sont épaissies et transformées en « épines » plus ou moins dentées ou crénelées selon l'angle de vue ; la rangée moyenne est parfois réduite à 4 soies. Le nombre de soies prélabrales est parfois réduit à 2 (4/5, 5, 4 ou 2/5, 4, 4).

7. **A. bougisi** Cassagnau et Delamare, 1955

En 1955, Cassagnau et Delamare décrivent cette espèce et suppriment le genre *Acherontiellina*, car *A. bougisi* présente des caractères intermédiaires. Elle possède 4 vésicules sensorielles cachées, en partie, à l'apex de l'art. ant. IV dans des replis cuticulaires ; elle n'a pas d'ergot capité aux tibiotarses ; elle a des griffes sans dent, et deux petites épines anales. De nombreux exemplaires ont été trouvés dans un sol du Liban et trois dans une grotte du même pays.

En 1961, deux auteurs la signalent, Paclt des Açores et Cassagnau du sol profond d'un jardin de la ville de Toulouse, « vraisemblablement introduit accidentellement », ajoute-t-il. Ce dernier, en 1963, la trouve dans le sol en Algérie.

En 1967, j'en donne la chétotaxie dorsale, qui est assez stable pour ce genre et assez bien fournie.

En 1974, Prabhoo et Haq la signalent dans le sol du sud de l'Inde. Ces deux auteurs constatent des différences dans la chétotaxie entre les formes européennes et les indiennes aux soies moins nombreuses : une seule soie oculaire (Oc_1) ; thorax II et III sans m_2, ni m_3 ; abdomens I,II et III, sans a_2, ni a_4, et sans p_4 ; abd. IV sans m_1, ni m_2. Ces caractères permettent de penser que cette forme indienne est, peut-être, une espèce nouvelle.

En 1974, Ellis, crée la sous-espèce *Acherontiella bougisi rhodia* pour deux individus du sol de l'île de Rhodes qui diffèrent par la présence d'une dent ventrale au milieu de la griffe. Il confirme la chétotaxie donnée par nous-même en 1967. En 1976, Ellis, retrouve, en nombreux exemplaires, cette sous-espèce dans le sol de l'île de Crête. Il ajoute que parfois il y a 2 ergots faiblement capités sur les tibiotarses. Il signale aussi quelques variabilités dans la chétotaxie.

En 1978, Dallai, trouve *A. bougisi* dans le sol en Italie et dans l'île de Malte, ainsi que dans trois grottes de Sicile.

Un examen des types nous a permis de voir que l'article antennaire IV est classique de ce genre avec 4 vésicules sensorielles de type « cylindrique-épais » ; qu'un ou deux ergots des tibiotarses sont, selon les individus, plus ou moins capités ; qu'une dent est le plus souvent visible à la moitié ventrale de la griffe, ce qui fait tomber la sous-espèce *rhodia*. Ajoutons enfin que le labre présente la formule chétotaxique classique, 4/5, 5, 4 soies, et n'a pas de soie antérieure transformée.

8. **A. massoudi** Thibaud, 1963

En 1963, je décris sur un mâle cette espèce corticole de Côte d'Ivoire. Elle se caractérise par 8 vésicules sensorielles à l'article antennaire IV, par la présence de 2 ergots capités aux tibiotarses et par de longues griffes sans dent. Elle n'a pas d'épine anale. La chétotaxie est assez réduite. Le labre a 2 soies antérieures médianes transformées en « épines » dentées (4/5, 5, 4 ; cf. fig. 6).

9. **A. cassagnaui** Thibaud, 1967

En 1967, je décris une espèce trouvée dans le guano de deux grottes des Pyrénées centrales (Haute-Garonne, France). Elle se caractérise par la présence de 4 sensilles globuleuses sur l'article antennaire IV, d'une forte dent au 2/3 ventral des griffes, de 2 ergots capités aux tibiotarses; elle ne possède pas d'épine anale. Sa chétotaxie dorsale est assez stable et relativement bien fournie. Son labre est semblable à ceux de *A. variabilis* et *A. xenylliformis*, avec 2 soies antérieures épaisses et transformées en « épines » dentées (fig. 7).

Nous avons ensuite trouvé cette espèce dans deux grottes en Ariège (France), ainsi que dans la grotte de Limanu (Roumanie).

10. **A. dentata** Djanaschvili, 1971

En 1971, Djanaschvili décrit cette espèce d'une grotte de Transcaucasie (URSS). Elle se caractériserait par 4 vésicules sensorielles globuleuses sur l'article antennaire IV, par une forte dent aux griffes et par 2 ergots non capités sur les tibiotarses. Elle n'a pas d'épine anale.

11. **A. cryptobia** Djanaschvili, 1971

Toujours en 1971, Djanaschvili décrit une autre espèce d'une grotte de Transcaucasie (URSS). Celle-ci serait très proche de *dentata* et en différerait seulement par les soies tergales, latérales et anales, lisses chez *cryptobia* et crénelées chez *dentata*; ainsi que par la largeur des antennes et les rapports de ses articles entre eux et par la longueur des tibiotarses et des griffes.

Djanaschvili propose une clef des *Acherontiella* sans épines anales, et une division du genre, division reprise par Ellis cn 1976 qui retient les deux genres : *Acherontiella* Absolon, 1913 (sensilles de l'article antennaire IV presque sphériques, pas d'épine anale) et *Acherontiellina* Salmon, 1964 (sensilles de l'art. ant. IV presque cylindriques, épines anales), en ignorant toujours le problème posé par *A. cavernicola*...

12. **A. carusoi** Dallai, 1978

En 1978, Dallai décrit cette espèce de deux grottes de Sicile. Elle est très proche de *A. cassagnaui* avec sa forte dent aux griffes et l'absence d'épine anale. Elle s'en distingue par la « forme » des 4 vésicules sensorielles de l'art. ant. IV et par son inconstante et confuse chétotaxie dorsale (surtout sur l'abdomen) causée par une « hyperchaetose ». Mais rappelons que ce groupe a souvent une chétotaxie variable, avec beaucoup d'asymétrie. L'auteur donne aussi une clé des espèces méditerranéennes du genre.

Grâce à l'obligeance de notre collègue et ami le Professeur R. Dallai, que nous remercions ici, nous avons pu examiner deux paratypes. En effet, les chétotaxies de ces deux espèces sont assez proches, surtout pour la tête et le thorax; la chétotaxie de l'abdomen est

cependant moins complète chez *carusoi*, particulièrement celle de l'abdomen IV dont la rangée moyenne manque ou est réduite à une seule soie! Mais ces deux espèces diffèrent aussi, et surtout, par les soies antérieures du labre qui sont toutes fines chez *carusoi*, alors que 2 des antérieures sont transformées en « épines » dentées chez *cassagnaui*.

13. **A. globulata** Thibaud et Massoud, 1979

En 1979, nous décrivions cette espèce du guano d'une grotte de l'île de Marie-Galante au sud-est de la Guadeloupe. Elle se caractérise par la présence sur l'art. ant. IV de 2 grandes sensilles globuleuses (d'où le nom de l'espèce) placées dans une cuvette en position subapicale. Cet article antennaire porte aussi 4 vésicules sensorielles globuleuses (2 internes, 1 ventro-interne et 1 dorso-apicale). Les 4 soies antérieures du labre sont fines, lisses et égales. Les tibiotarses portent chacun un ergot non capité. Les griffes sont trapues et sans dent interne. Il n'y a pas d'épine anale. La chétotaxie dorsale est relativement peu fournie.

14. **A. colotlipana** Palacios-Vargas et Thibaud, 1985

En 1985, nous décrivions cette espèce sur une dizaine d'exemplaires du guano d'une grotte du Mexique. Elle se caractérise par la présence, sur l'article antennaire IV de 5 vésicules sensorielles dont 3 dorsales et 2 subapicales subcylindriques et plus grosses. Elle a un ergot fin à ses tibiotarses et des griffes sans dent. Pas d'épine anale. Chétotaxie assez stable et assez fournie. Labre sans soie antérieure transformée en « épine ».

L. Deharveng nous a confié quatre exemplaires récoltés en Thaïlande (guano et sol de la grotte de Chiang-Dao, province de Chiang-Mai). Ceux-ci correspondent à la diagnose de *A. colotlipana*, mêmes caractères morphologiques, mêmes chétotaxies dorsale et ventrale; seules les quatre soies antérieures du labre sont un peu plus épaisses, mais toujours pointues, chez les individus thaïlandais.

A. colotlipana est proche de *A. onychiuriformis*, dont elle se différencie par le nombre de vésicules à l'antenne IV et par les soies labrales antérieures.

15. **A. mac** Palacios-Vargas et Thibaud, 1985

Dans le même travail, nous décrivions cette autre espèce sur six exemplaires du sol du Mexique. Elle se caractérise par la présence, sur l'article antennaire IV, de 4 vésicules sensorielles subglobuleuses. Elle a un ergot fin à ses tibiotarses et des griffes sans dent. Présence de 2 petites épines anales. Sa chétotaxie est assez stable et moyennement fournie. Labre sans soie antérieure transformée en « épine » (fig. 8).

A. mac est proche de *A. epigea*, de *A. bougisi* et de *A. globulata*, dont elle diffère par la chétotaxie et les sensilles de l'article antennaire IV.

16. **A. thai** n. sp.

Description

Longueur : 0,8 à 0,9 mm. Couleur blanche. Grains tégumentaires gros. Soies courtes,les soies sensorielles étant cependant un peu plus longues. Articles antennaires I et II avec, respectivement, 7 et 11 soies. Articles III et IV sans séparation dorsale nette. Organe sensoriel de l'article III classique du genre, avec 2 microsensilles plus ou moins globuleuses encadrées par deux sensilles de garde longues et subcylindriques ; présence d'une microsensille ventrale. Article antennaire IV avec 4 grosses sensilles : 2 subglobuleuses et 2 plus ou moins subcylindriques ; présence d'une microsensille, d'un petit organite subapical et d'une vésicule apicale simple (fig. 2).

Sans cornéule, ni organe postantennaire. Les 4 soies antérieures du labre sont épaissies en « épines » dentées (fig. 3). Tibiotarses avec un ergot non capité ; griffe sans dent et sans empodium. Pas de rétinacle, ni furca. Présence de 2 épines anales (fig. 4).

La chétotaxie dorsale est représentée figure 4. Remarquons qu'elle est peu fournie, surtout sur l'abdomen, particulièrement sur les IV et V.

Discussion

Cette nouvelle espèce se sépare des autres espèces du genre par une combinaison de caractères : présence de 4 sensilles sur l'article antennaire IV, pas d'ergot capité aux tibiotarses, 2 épines anales, labre avec 4 soies antérieures médianes modifiées et chétotaxie abdominale peu fournie.

Localité-type : Thaïlande : grotte de Pha Thai (dans du guano). Province de Lampang (près de Ngao) ; leg Deharveng ; 6/08/1985 (Thai 85, CL. 67).

Matériel étudié : Holotype ♂ et 2 paratypes sur lames ; 1 paratype en alcool. Matériel déposé au Laboratoire d'Entomologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Derivatio nominis : Le nom de cette espèce dérive du nom du pays de récolte.

Remarques

A. palatinensis Hüther, 1969 = *Acherongia palatinensis* (Hüther, 1969) : En 1985, nous avons créé un nouveau genre *Acherongia*, proche de *Acherontiella*. Nous écrivions : « Cependant, alors que chez les *Acherontiella* l'organe antennaire III est conforme à celui des Hypogastruridae, *Acherongia* est pourvu d'un organe antennaire III très différent, semblable à celui des Onychiuridae, et plus particulièrement des espèces du genre *Mesaphorura*. Ce caractère à lui seul, nous empêche d'inclure *Acherongia* dans le genre *Acherontiella*, et nous incite à créer un nouveau cadre générique ». Nous ajoutions : « En résumé, nous classons dans

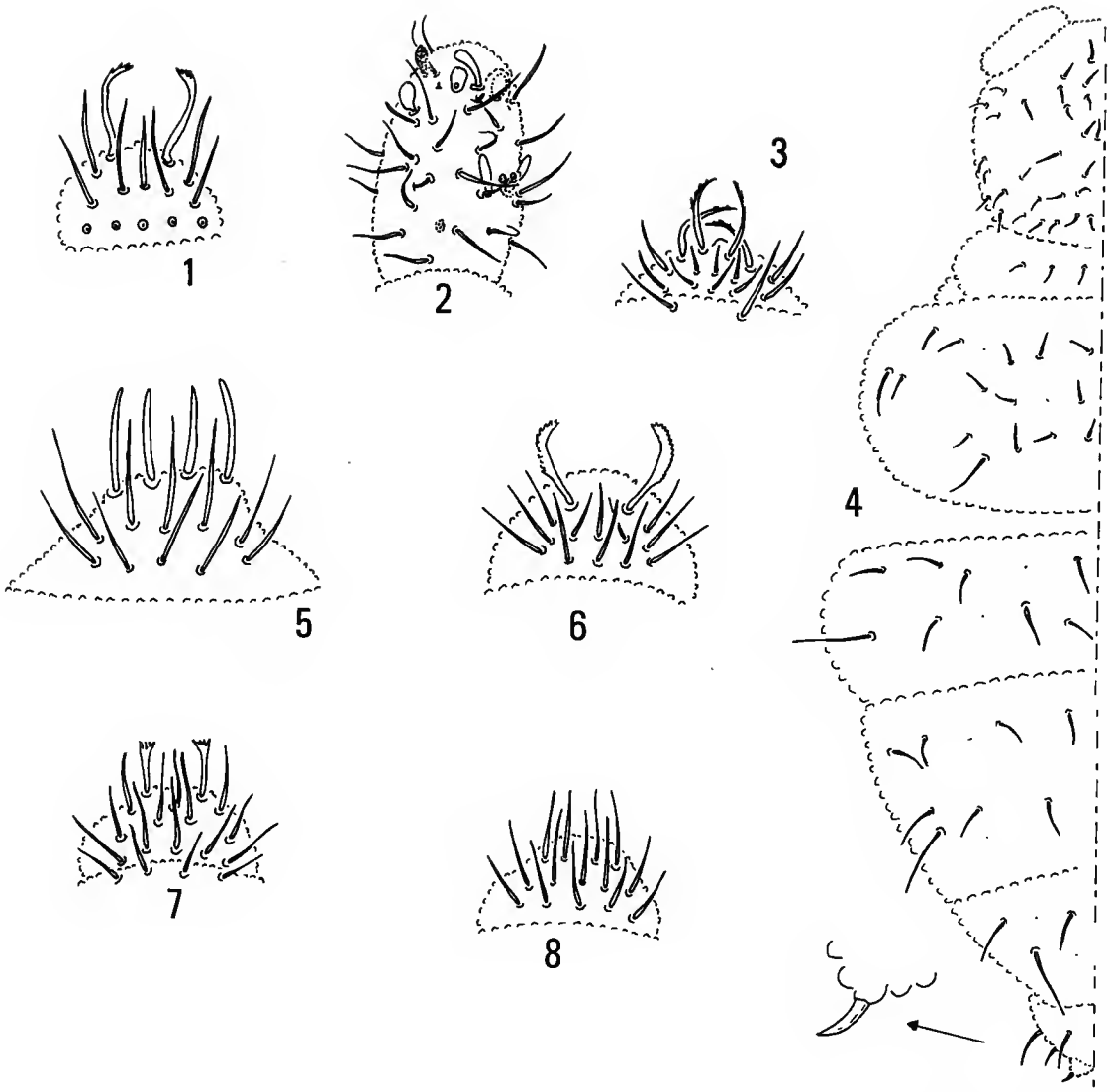


FIG. 1-8. — 1, *Acherontiella variabilis*, chétotaxie labrale, 2-4, *A. thai* n. sp. : 2, vue dorsale des articles antennaires III et IV droits ; 3, chétotaxie labrale ; 4, chétotaxie dorsale de la tête, des thorax I et II et des abdomens III à VI. 5, *A. sabina*, labre. 6, *A. massoudi*, labre. 7, *A. cassagnaui*, labre. 8, *A. mac*, labre.

le genre *Acherontiella* un ensemble d'espèces pourvues d'un organe antennaire III normal, du type Hypogastruridae, de sensilles sur le 4e article antennaire dont la forme peut être variable (cylindrique, globuleuse ou de type *globulata*). Certaines espèces peuvent avoir des épines anales, d'autres, la majorité, peuvent en être dépourvues ». Outre l'espèce-type du genre, *Acherongia minima* Massoud et Thibaud, 1985 (sable fin de la Grande Motte en Hérault; France; entre —40 et —100 cm), nous incluions dans le nouveau genre *Acherongia, Acherontiella palatinensis* Hüther, 1969 (des sols sableux de vignobles du Palatinat en Allemagne; entre —10 et —50 cm). *Acherongia* serait un genre interstitiel aérien des sables fins.

Xenyllina candida Delamare Deboutteville, 1948, décrite sommairement de Côte d'Ivoire en 1948, puis en 1952, et redécrite par Deharveng et Diaz du Kenya (1984), rentre dans le genre *Acherontiella*.

II. CONSIDÉRATIONS SUR LE GENRE *ACHERONTIELLA*

De la révision précédente des espèces de ce genre, nous pouvons tirer certaines généralités d'ordres biogéographique, morphologique et chétotaxique.

Biogéographie

Sur les seize espèces, actuellement connues, neuf sont holarctiques dont quatre méditerranéennes, trois euro-sibériennes et deux transcaucasiennes. Celles-ci vivent toutes dans des grottes (souvent dans le guano de Chauves-souris), parfois aussi dans le sol. Leur répartition est le plus souvent limitée à quelques grottes de la même région; seule *A. bougisi* a une répartition plus vaste, du Liban aux Açores (rappelons que Prabhoo et Haq la signalent aussi des Indes?).

Une seule espèce est orientale : c'est notre nouvelle espèce *A. thai*, vivant elle-aussi dans le guano d'une grotte thaïlandaise.

Deux espèces sont africaines : l'espèce corticole de Côte d'Ivoire *A. massoudi* et *A. candida* de Côte d'Ivoire, elle aussi, et du Kenya.

Cinq espèces sont néotropicales : une du guano d'une grotte de l'île de Marie-Galante et quatre du Mexique, près des limites des zones néotropicales et néarctiques, elles aussi dans des grottes, ou le sol ou des nids de Rongeurs. Rappelons que *A. colotlipana* a aussi été trouvée en Thaïlande.

Les espèces du genre *Acherontiella* sont donc toutes des formes hémiédaphiques troglophiles, souvent guanophiles et parfois pholéophiles.

Morphologie

Aspect général : Aspect classique des Poduromorpha avec un corps fusiforme et trapu; antennes courtes à 4 articles. Leur longueur est proche de 1 mm, les plus petits mesurent

0,5 mm, les plus grands 1,3 mm. Leur corps est revêtu d'une pilosité de type I (avec microchètes et soies sensorielles plus longues). Leur tégument est fin ou gros selon les espèces. Elles sont toutes dépigmentées, sans granulation pigmentaire résiduelle.Leurs pièces buccales sont broyeuses. Elles ne possèdent ni cornéules, ni organe postantennaire, ni empodium, ni rétinacle, ni furca.

Les antennes : Elles sont classiques des Poduromorphes : courtes (ne dépassant pas la longueur de la tête), à 4 articles non subdivisés. La séparation entre les articles III et IV peut être plus ou moins prononcée. Le nombre de soies aux articles I et II, sont respectivement, de 7 et de 10 à 11. L'organe antennaire III est classique des Hypogastruridae, avec 2 courtes sensilles internes, logées dans une fossette tégumentaire, encadrées par deux sensilles de « garde » plus longues; présence d'une microsensille ventrale. Le nombre et la forme des sensilles sur l'article antennaire IV sont assez variables d'une espèce à l'autre : de 4 à 8, de formes globuleuses, cylindriques ou subcylindriques. La vésicule apicale est le plus souvent présente, de forme unie, bi- ou trilobée. Présence de la microsensille dorso-externe et de l'organite subapical.

Le labre : La formule chétotaxique en est, classiquement : 4/5, 5, 4 (Yosii, 1976). Chez les *Acherontiella* les 4 soies antérieures sont de différents types selon les espèces. Le type classique, avec 4 soies fines, lisses et égales (fig. 8) se rencontre chez : *epigea, bougisi, carusoi, globulata, colotlipana* et *mac*. Parfois, les 2 soies antérieures médianes sont épaissies et de formes diverses, chez : *onychiuriformis, variabilis* (fig. 1), *xenylliformis, massoudi* (fig. 6) et *cassagnaui* (fig. 7). Plus rarement, chez *sabina* (fig. 5), les 4 soies antérieures sont épaissies, lisses et égales, et chez *thai* n. sp., les 4 soies antérieures sont épaissies en « épines » dentées (fig. 3). Mais, pour quelques espèces, *cavernicola, cryptobia* et *dentata*, nous ignorons encore leur type.

Les pattes et les griffes : Les tibiotarses I, II et III portent respectivement : 20, 20, 19 ou 19, 19, 18 ou 17, 17, 16 soies, avec aucun, un ou deux ergots plus ou moins capités. Les griffes sont généralement assez courtes et trapues, parfois sans dent, parfois avec une dent interne plus ou moins forte; quand cette dent est petite, elle est souvent difficile à distinguer. Il n'y a jamais d'empodium.

Chétotaxie

Elle est constituée de microchètes et de soies sensorielles plus longues (type I).

Sur la tête, une soie oculaire manque chez quelques espèces; chez de plus nombreuses espèces V_1 seule subsiste.

Le prothorax porte, classiquement, une rangée de 3 + 3 soies m.

Les méso- et métathorax portent 3 rangées de soies (généralement 4 + 4 ou 3 + 3 soies a, 2 + 2 à 3 + 3 soies m et 3 + 3 ou 4 + 4 soies p), avec 2 + 2 soies sensorielles en position m_6 et p_4.

Les chétotaxies des trois premiers tergites abdominaux sont semblables avec 2 rangées de, généralement, 5 + 5 soies; la soie sensorielle étant p_5 ou p_6.

La chétotaxie du tergite abdominal IV est constituée de 3 rangées de 3 + 3 soies a, 2 + 2 soies m et 4 + 4 soies p, les deux soies sensorielles étant en position p_4.

La chétotaxie du tergite abdominal V présente 2 rangées de 3 + 3 ou 2 + 2 soies, les deux soies sensorielles étant en position p_3.

Sur le tergite abdominal VI les 2 épines anales sont présentes, petites, et en position p, chez six espèces. Elles sont absentes chez les dix autres espèces.

Conclusion

Le genre *Acherontiella* Absolon, 1913 peut être redéfini comme suit :

Hypogastruridae fusiforme, de petite taille, dépigmenté, à la pilosité de type I et aux pièces buccales broyeuses. Absence de cornéule, d'organe postantennaire, d'empodium, de rétinacle et de furca. L'organe antennaire III est classique de la famille.

Les caractères suivants sont variables, en nombre et en forme, selon les espèces et se combinent différemment entre eux : sensilles de l'article antennaire IV, soies antérieures du labre, ergots des tibiotarses, dent des griffes. Enfin, les épines anales sont présentes ou absentes.

Ce sont des formes hémiédaphiques et troglophiles, souvent guanophiles et parfois pholéophiles.

Dans les Hypogastruridae ayant subi une régression oculaire, ce genre fait partie des formes du type *Xenylla* avec les autres genres suivants : *Xenylla* Tullberg, 1869, *Acheroxenylla* Ellis, 1976, *Acherontides* Bonet, 1945 et *Pseudacherontides* Djanaschvili, 1971.

Espèce-type : *Acherontiella onychiuriformis* Absolon, 1913.

Clé des espèces du genre *Acherontiella*

1 — Avec 2 épines anales 2
— Sans épine anale 5

2 — Article antennaire IV avec 4 sensilles égales cylindriques allongées et fines 3
— Article antennaire IV avec 4 sensilles égales cylindriques épaisses protégées en partie par des replis tégumentaires; 1 ou 2 ergots plus ou moins capités aux tibiotarses; les 4 soies antérieures du labre fines, lisses et égales ..... *bougisi* [méditerranéenne et Indes (?)]
— Article antennaire IV avec 4 sensilles égales globuleuses ou subglobuleuses 4
— Article antennaire IV avec 4 sensilles inégales : 2 globuleuses et 2 subcylindriques; 1 ergot non capité aux tibiotarses; les 4 soies antérieures médianes du labre épaisses et dentées .... *thai* (Thaïlande)

3 — 2 ergots capités aux tibiotarses; les 4 soies antérieures du labre épaisses, lisses ou égales... ..... *sabina* (Mexique, sud des États-Unis d'Amérique)
— 1 seul ergot plus ou moins capité aux tibiotarses; les 4 soies antérieures du labre fines, lisses et égales ..... *epigea* (Mexique)

4 — Article antennaire IV avec 4 sensilles égales plus ou moins globuleuses; 2 ergots plus ou moins capités aux tibiotarses ..... *cavernicola* (Italie du Nord)
— Article antennaire IV avec 4 sensilles égales subglobuleuses; 1 ergot non capité aux tibiotarses; les 4 soies antérieures du labre fines, lisses et égales ..... *mac* (Mexique)

5 — Griffes avec une forte dent 6
— Griffes sans dent ou avec une petite dent ventrale 9

6 — Tibiotarses avec 2 ergots capités 7
— Tibiotarses avec 2 ergots non capités 8

7 — Les 2 soies labrales antérieures médianes épaissies en « épines » dentelées .... *cassagnaui* (Pyrénées : France; Roumanie)
— Les 4 soies labrales antérieures fines, lisses et égales ..... *carusoi* (Sicile)

8 — Soies tergales et latérales lisses ..... *cryptobia* (URSS : Transcaucasie)
— Soies tergales et latérales crénelées ..... *dentata* (URSS : Transcaucasie)

9 — Tibiotarses avec 2 ergots capités 10
— Tibiotarses avec 1 ergot non capité 12
— Tibiotarses sans ergot ..... *candida* (Côte d'Ivoire; Kenya)

10 — Article antennaire IV avec 8 sensilles globuleuses ..... *massoudi* (Côte d'Ivoire)
— Article antennaire IV avec moins de 8 sensilles globuleuses 11

11 — Article antennaire IV avec généralement 4 à 7 sensilles globuleuses (3 ou 8 : 2% des cas); les 2 soies labrales antérieures médianes épaissies en « épines dentées »; chétotaxie dorsale souvent incomplète, variable avec beaucoup d'asymétrie ..... *variabilis* (France)
— Article antennaire IV avec 4 sensilles globuleuses (3 extérieures et 1 dorsale, cette dernière et une extérieure nettement plus grande que les 2 autres); les 2 soies labrales antérieures médianes épaissies en « épines » dentées ..... *xenylliformis* (Maroc)

12 — Article antennaire IV avec 4 sensilles globuleuses; les 2 soies labrales antérieures médianes épaissies en « épines » dentées ..... *onychiuriformis* (Algérie)
— Article antennaire IV avec plus de 4 sensilles 13

13 — Article antennaire IV avec 2 grandes sensilles globuleuses placées dans une cuvette subapicale et 4 sensilles globuleuses plus petites; les 4 soies labrales antérieures fines, lisses et égales. ..... *globulata* (Marie-Galante : Guadeloupe)
— Article antennaire IV avec 2 grandes sensilles subcylindriques, subapicales et 3 sensilles globuleuses dorsales; les 4 soies labrales antérieures fines, lisses et égales .... *colotlipana* (Mexique et Thaïlande)

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABSOLON, K., 1913. — Uber eine neue subterrane Collembole : *Acherontiella onychiuriformis* n. g. n. sp. aus den Höhlen Algiers. *Archs Zool. exp. gén.*, **51** : 1-7.

BONET, F., 1945. — Nuevos géneros y especies de Hipogastruridos de México (Colembolos). *Revta Soc. mex. Hist. nat.* : 13-45.

CASSAGNAU, P., 1963. — Les Collemboles d'Afrique du Nord avec une étude de quelques espèces du Nord-Constantinois. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **98** (1-2) : 197-206.

CASSAGNAU, P., et C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1955. — Collemboles Mission H. Coiffait au Liban (1951). III. Biospeologica LXXV. *Archs Zool. exp. gén.*, **91** (4) : 370-372.

CHRISTIANSEN, K., et P. BELLINGER, 1980. — The Collembola of North America of the Rio Grande. *Grinnell Coll. Iowa* : 1-1321.

CHRISTIANSEN, K., et J. REDDELL, 1986. — Cave Collembola of Mexico. *Tex. meml. Mus., Spéléol. Monogr.*, **1** : 127-162.

DALLAI, R., 1978. — Ricerche sui Collemboli. XXIII — Una nuova species cavernicola della Sicilia (*Acherontiella carusoi* n. sp.). *Animalia*, **5** (113) : 345-355.

DEHARVENG, L., et A. DIAZ, 1984. — Collemboles du Kenya. I et II. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **6**, sect. A, (2) : 335-348.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1948. — Sur la présence du genre *Acherontiella* Absolon dans les grottes de l'Ardèche et du Gard. *Notes Biospéol.*, **3** : 49-56.

— 1952. — Étude systématique. I. Collemboles. *In :* C. DELAMARE et R. PAULIAN, Faune des nids et terriers en Basse Côte d'Ivoire. Paris, Lechevalier éd. : 62-77.

DJANASCHVILI, R. A., 1971. — Hypogastruridae (Collembola) devoid of eyes and postantennal organs from the Transcaucasian caves. *Jour. Zool. russe,* **50** (8) : 1191-1199.

ELLIS, W. N., 1974. — The spring fauna of Collembola (Insecta) from Rhodes, with description of some new taxa (*Acherontiella bougisi* n. sp.). *Beaufortia,* **292** (22) : 105-152.

— 1976. — Autumn fauna of Collembola from Central Crete. *Tijdschr. Ent.,* **119** (8) : 221-326.

GAMA, M. M. DA, 1962. — Collemboles des grottes du Portugal. Voyage au Portugal du Dr. K. Linberg. Résultats zoologiques n° 5. *Bolm Soc. port. Ciênc. nat.*, 2e sér., **9** : 100-108.

GISIN, H., 1951. — Collemboles récoltés dans les grottes du Moyen-Atlas. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc,* **31** : 54-56.

— 1960. — Collemboles cavernicoles de la Suisse, du Jura français, de la Haute Savoie et de la Bourgogne. *Revue suisse Zool.,* **67** (2) : 87.

MASSOUD, Z., et J.-M. THIBAUD, 1985. — Recherche sur la faune interstitielle aérienne des sables fins : les Collemboles. *Annls Soc. ent. Fr.,* **21** : 39-44.

PACLT, J., 1961. — Collembola from the Azores and Madeira collected by the Lund university expedition in 1957. *Acta ent. Mus. Nat. Prague,* **34** : 221-240.

PALACIOS-VARGAS, J. G., 1982. — New records of cave Collembola from Mexico. *Ent. News,* **93** (4) : 109-113.

PALACIOS-VARGAS, J. G., et J.-M. THIBAUD, 1985. — Nuevos Hypogastruridae anoftalmos (Collembola) de cuevas y suelos de México. *Folia ent. mex.,* **66** : 3-16.

PRABHOO, N. R., and A. M. HAQ, 1974. — Miscellaneous Note. « 13. Two new species of soil collembola from South India ». *J. Bombay nat. Hist. Soc.,* **70** (3) : 572-574.

SALMON, J. T., 1964. — An index to the Collembola. *Bull. R. Soc. N. Z.,* **7** (2 vol.) : 145-644.

TARSIA IN CURIA, I., 1941. — Due specie nuove ed una poco nota di Collembola cavernicoli d'Italia. *Annali Mus. Zool. Univ. Napoli,* **7** (10) : 1-7.

THIBAUD, J.-M., 1963. — Documents sur le genre *Acherontiella* Absolon (Collembola) et description d'une espèce de Côte d'Ivoire. *Annls Spéléol.,* **18** (3) : 287-297.

— 1967. — Description d'une espèce nouvelle de Collembole *Acherontiella cassagnaui* n. sp. *Annls Spéléol.,* **22** : 393-400.

THIBAUD, J.-M., et Z. MASSOUD, 1979. — Les Collemboles des Petites Antilles I. — Hypogastruridae et Onychiuridae. *Revue Écol. Biol. Sol.,* **16** (4) : 547-557.

YOSII, R., 1976. — Structure and chaetotaxy of labrum as the taxonomic character of Collembola. *Revue Écol. Biol. Sol,* **13** (1) : 233-239.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, n° 2 : 415-442.

Étude systématique de la myrmécofaune corse (Hymenoptera, Formicidae) *(Deuxième partie)* [1]

par Janine CASEVITZ-WEULERSSE

Résumé. — Dans la deuxième partie de l'étude systématique de la myrmécofaune corse, cinq genres, *Leptothorax, Tetramorium, Tapinoma, Plagiolepis* et *Lasius* sont examinés. Une clé pour les ouvrières des quatorze espèces de *Leptothorax* de Corse est proposée. Un taxon supposé nouveau, *Tetramorium* sp., est présenté et discuté. Les convergences morphologiques observées entre *Lasius niger* et *L. emarginatus* en Corse sont analysées. Enfin on donne la liste des espèces constituant la myrmécofaune de l'île.

Abstract. — In the second part of the systematic study of the Corsican myrmecofauna, five genera are surveyed : *Leptothorax, Tetramorium, Tapinoma, Plagiolepis* and *Lasius*. A key to worker caste of the fourteen species of *Leptothorax* from Corsica is given. A taxon presumed to be new, *Tetramorium* sp., is presented and discussed. Some morphologic convergences observed between *Lasius niger* and *L. emarginatus* in Corsica are analysed. Lastly, a revised list of the species of the Corsican myrmecofauna is given.

J. CASEVITZ-WEULERSSE, *Laboratoire d'Entomologie du Muséum national d'Histoire naturelle, 45, rue Buffon, 75005 Paris.*

Après avoir analysé, dans la première partie de ce travail, les données de la littérature concernant les fourmis de Corse et présenté l'étude systématique des genres *Stenamma, Aphaenogaster, Messor* et *Solenopsis*, nous consacrons cette deuxième partie à l'étude des genres *Leptothorax, Tetramorium, Tapinoma, Plagiolepis* et *Lasius*. Nous établissons ensuite la liste complétée et révisée des espèces constituant la myrmécofaune de cette région.

Le genre **LEPTOTHORAX** Mayr, 1855

Nous avons récolté quatorze espèces de ce genre dans l'île. L'une d'entre elles, *Leptothorax recedens* (Nylander, 1856), était classée auparavant dans le sous-genre *Temnothorax* Mayr, 1861 et les treize autres dans le sous-genre *Myrafant* Smith, 1950, sous-genres dont il n'est pas tenu compte ici, comme nous l'avons déjà expliqué dans la 1re partie.

1. La première partie de cet article est parue dans le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, 4e sér, **12**, 1990, section A, n° 1 : 135-163.

La plupart de ces espèces ont été étudiées par PLATEAUX. Il les classe en « groupes » (1984, 1987), à partir des données morphologiques, de résultats de croisements effectués entre plusieurs d'entre elles et après des observations biologiques pratiquées sur certaines (PLATEAUX, 1959 à 1987).

Les *Leptothorax* récoltés en Corse, *L. recedens* excepté, se répartissent dans huit de ces groupes.

Récemment, FISCHER (1987) a étudié les caryotypes de nombreuses espèces du genre. Il effectue des regroupements, parfois différents de ceux de PLATEAUX, d'après le nombre et la forme des chromosomes des diverses espèces étudiées. Les coïncidences ou les divergences constatées entre les deux types de regroupement (tabl. V) appellent quelques remarques.

L. rabaudi Bondroit, 1918, appartiendrait, par le nombre de chromosomes, au groupe *tuberum* (Fabricius, 1775). *L. rabaudi* a une tête relativement grosse et c'est une espèce corticole. C'est un peu surprenant qu'elle soit proche des espèces du groupe *tuberum* qui ont une tête plus petite et nidifient sous les mousses garnissant les creux de rocher ou sous les pierres (du moins celles récoltées en Corse).

L. exilis Emery, 1869, et *L. specularis* Emery, 1898 (= *L. tuberum exilis* var. *specularis* Emery, 1898) sont nettement distincts à la fois par le nombre et par la forme des chromosomes (FISCHER, 1987 : 74, 94). Ces résultats sont étonnants car les deux taxons semblent très proches

TABLEAU V. — Regroupement des *Leptothorax* de Corse d'après les données de PLATEAUX et de FISCHER.

GROUPES D'APRÈS PLATEAUX à partir des données morphologiques (1984, 1987)		GROUPES D'APRÈS FISCHER à partir du nombre de chromosomes (1987)	
GROUPES	ESPÈCES	NBRE DE CHROMOSOMES	ESPÈCES
angustulus	*angustulus* *kraussei*	9	*rabaudi* *tuberum* *unifasciatus*
melas	*melas*	11	*exilis* *nylanderi*
nylanderi	*nylanderi* *lichtensteini* *parvulus*	13	*melas*
exilis	*exilis* *exilis* var. *specularis*	14	*kraussei* *lichtensteini* *parvulus*
tuberum	*tuberum* *unifasciatus*	17	*exilis* var. *specularis*
interruptus	*racovitzai* *tristis*	21	*tristis* *racovitzai*
affinis	*rabaudi*	23	*angustulus*
clypeatus	*clypeatus*		

morphologiquement. Ils confortent toutefois l'avis d'AGOSTI et COLLINGWOOD (1987 et 1987*a*) qui considèrent *exilis* et *specularis* comme deux espèces à distinguer par leur couleur et la sculpture de la tête. Tous les exemplaires de *L. exilis* corses étudiés par FISCHER sont des *exilis* s. str.

De notre côté, nous avons revu ce groupe dans l'ensemble de nos récoltes, en appliquant les critères de détermination d'AGOSTI et COLLINGWOOD (1987*a*). Contrairement à ce que nous indiquions antérieurement (1974, 1974*a*) nous n'avons jamais capturé *L. specularis* et nous ignorons s'il existe vraiment en Corse, bien qu'il soit signalé de l'île par EMERY (1916), BONDROIT (1918) et SANTSCHI (1923*a*). Ces auteurs le considéraient comme une variété et ils ont très bien pu le confondre avec *L. exilis* s. str. *L. specularis* est donc exclu de la liste des espèces corses jusqu'à nouvel ordre.

L. exilis et *L. nylanderi* (Förster, 1850), assez différents morphologiquement, ne sont pas réunis dans le même groupe par PLATEAUX alors que FISCHER trouve pour les deux espèces le même nombre de chromosomes et la même forme.

L. lichtensteini Bondroit, 1918, et *L. parvulus* (Schenck, 1852), espèces appartenant au groupe *nylanderi* selon PLATEAUX, sont rapprochées de *L. kraussei* (Emery, 1915) par FISCHER (1987).

L. kraussei et *L. angustulus* (Nylander, 1856) possèdent des formules chromosomiques tout à fait différentes. Cette constatation corrobore l'opinion de beaucoup d'auteurs (à commencer par BONDROIT, 1918) qui les tiennent bien pour deux espèces différentes contrairement à EMERY (1915) qui décrivit *kraussei* comme une variété de *L. angustulus*. Ces deux espèces sont réunies dans le même groupe par PLATEAUX. Elles sont signalées comme sympatriques en Sicile (BARONI-URBANI, 1971 : 111) et le sont également en Corse.

L. cordieri Bondroit, 1918, présente la même formule chromosomique que *L. unifasciatus* (Latreille, 1798). Ce résultat confirme l'opinion de PLATEAUX sur l'étroite parenté entre les deux formes. En effet, cet auteur a effectué des croisements entre des mâles de *L. unifasciatus* provenant des Eyzies, en France continentale, et des reines que nous avons récoltées en Corse, qu'il appelle *L. unifasciatus cordieri*. PLATEAUX a obtenu ainsi deux reines fécondées qui ont fondé des sociétés à développement relativement intense et rapide. « L'une de ces sociétés a produit des sexués de façon normale, l'autre étant morte accidentellement en hivernage. Ces faits et les résultats de FISCHER plaident pour la conspécificité des *L. unifasciatus* de Corse et du continent et incitent à considérer *cordieri* seulement comme la sous-espèce corse (ou thyrrhénienne) de *L. unifasciatus* » (PLATEAUX, *in litt.*).

Cet auteur (1978) a établi la synonymie suivante : *L. unifasciatus* (Latreille, 1798) = *L. cordieri* Bondroit, 1918 = *L. unifasciatus* var. *paoli* Santschi, 1923.

Il est indéniable que les études de FISCHER et de PLATEAUX apportent des éléments du plus grand intérêt pour la compréhension d'un genre aussi riche que *Leptothorax* (environ 45 espèces en Europe). Ces recherches ont fait progresser, en quelques années, la connaissance théorique de la systématique de ce genre. Cependant, il faut interpréter avec une certaine prudence une étude comme celle de FISCHER : le nombre et la forme des chromosomes ne sont pas les seuls caractères déterminants pour juger du degré de parenté taxinomique des espèces. En fait, c'est la disposition des gènes, dirigeant l'expression phénotypique du génotype, qui prime. L'étude des caryotypes aide surtout à conforter des différences, incite à rechercher d'autres critères que les différences ou les ressemblances morphologiques pour séparer ou réunir des groupes d'espèces.

Il est d'un intérêt pratique immédiat de regrouper les espèces de *Leptothorax* en utilisant, comme l'a fait PLATEAUX, des critères morphologiques reconnaissables par une observation directe.

Pour faciliter la détermination des espèces de Corse, nous avons rassemblé, sous forme d'une clé, les caractères permettant de distinguer, d'une part *Leptothorax recedens* et, d'autre part, les huit groupes réunissant les treize autres espèces. Cette clé ne concerne que les ouvrières.

I — Sillon méso-épinotal très profond, poils longs et fins : *L. recedens* (Nylander, 1856) (fig. 13).

II — Sillon méso-épinotal superficiel ou absent, poils courts en massue : les 13 espèces suivantes.

1 — Sillon méso-épinotal superficiel mais présent :

(1) A : couleur générale du corps sombre, pétiole court à sommet anguleux, sillon faible :

(A) a : épines fines, obliques — dessus du corps, sauf gastre, strié :

— 1er groupe : ***angustulus*** avec *angustulus* (Nylander, 1865) et *kraussei* Emery, 1915 (fig. 14);

(A) b : épines larges, droites — dessus du corps, sauf gastre, réticulé :

— 2e groupe : ***melas*** avec une seule espèce : *melas* Espalader *et al.*, 1984 (fig. 15);

(1) B : couleur générale du corps claire; pétiole à sommet émoussé, sillon plus ou moins net :

— 3e groupe : ***nylanderi*** avec *nylanderi* (Förster, 1850), *parvulus* (Schenck, 1852) (fig. 16) et *lichtensteini* Bondroit, 1918).

2 — Sillon méso-épinotal absent :

(2) A : nœud du pétiole anguleux; tête plus ou moins lisse à l'arrière; massue rembrunie; couleur sombre :

— 4e groupe : ***exilis*** avec une seule espèce en Corse : *exilis* Emery, 1869 (fig. 17);

(2) B : nœud du pétiole « en escalier » à l'arrière; tête striée plus ou moins mate; massue plus ou moins rembrunie :

— 5e groupe : ***tuberum*** avec *tuberum* (Fabricius, 1775) (fig. 18) et *unifasciatus* (Latreille, 1798);

(2) C : nœud du pétiole très en arrière, plus ou moins anguleux; tête striée plus ou moins mate; massue presque concolore :

— 6e groupe : ***interruptus*** avec *racovitzai* Bondroit, 1918 (fig. 19) et *tristis* Bondroit, 1918;

(2) D : nœud du pétiole court, à angle droit; tête striée, mate; massue peu rembrunie :

— 7e groupe : ***affinis*** avec *rabaudi* Bondroit, 1918 (fig. 20);

(2) E : clypéus avec une dépression médiane; pétiole à angle mousse; tête striée, mate; massue concolore; grande taille (2,8 mm) :

— 8e groupe : ***clypeatus*** avec une seule espèce : *clypeatus* Mayr, 1863 (fig. 21).

REMARQUES COMPLÉMENTAIRES

GROUPE *tuberum*

En 1974, nous avions appelé *L. nigriceps* Mayr, 1855, des exemplaires pris par LENOIR, au lac de Melo, vers 1 700 m. Ultérieurement, d'autres récoltes en haute altitude ont apporté la même espèce. Les progrès réalisés dans l'étude du genre ont permis d'identifier avec certitude tout ce matériel comme *tuberum* (PLATEAUX, *in litt.*).

Nous supposions que la variété *melanocephalus*, décrite de Corse par EMERY en 1870, était synonyme de cette espèce de haute altitude, appelée à tort *nigriceps*. Mais BONDROIT (1919) considérait *melanocephalus* comme une espèce valide, très proche de *L. pyrenaeus* et de *L. tuberum*.

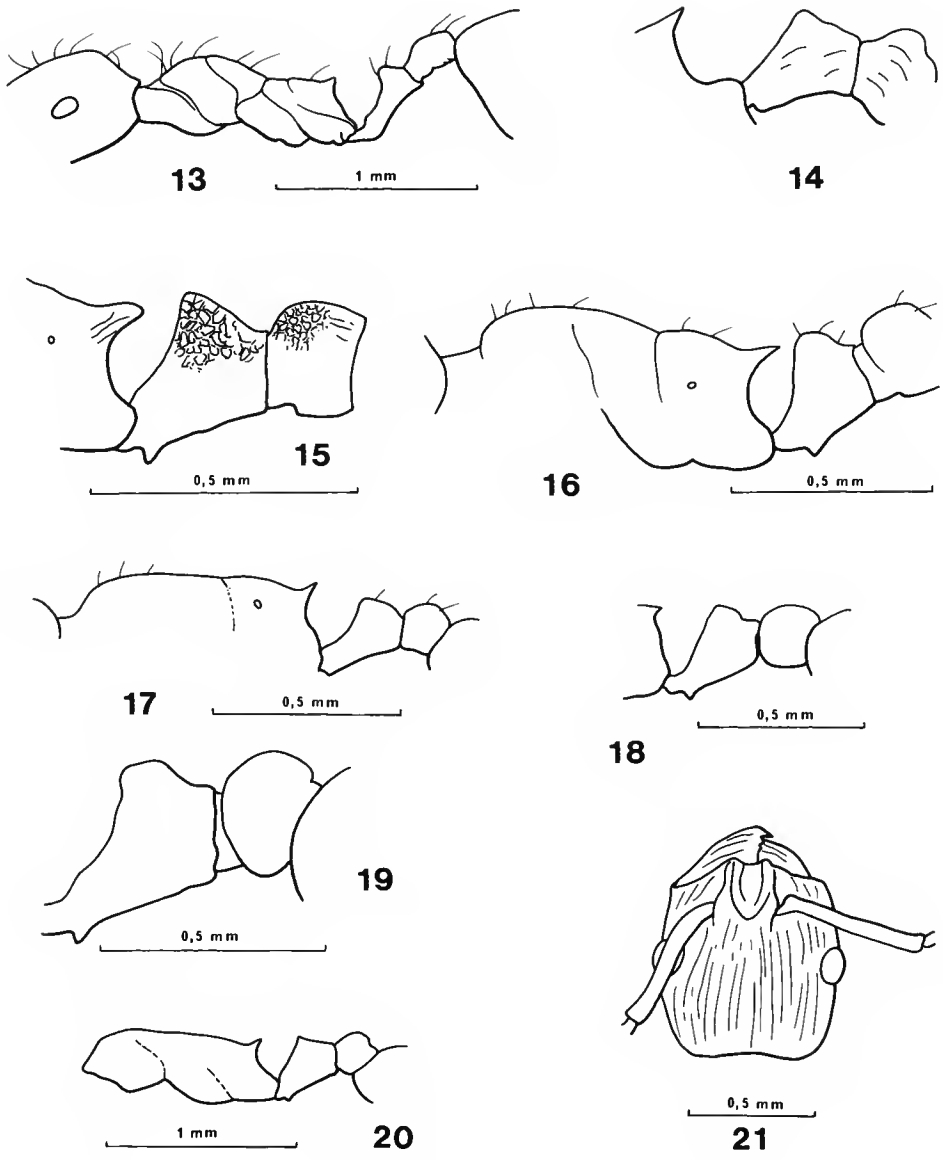


FIG. 13 à 21. — *Leptothorax* : 13, profil de l'ouvrière de *L. recedens*; 14, profil des pétioles de *L. kraussei*; 15, profil des pétioles de *L. melas*; 16, profil du thorax et des pétioles de *L. parvulus*; 17, *idem* chez *L. exilis*; 18, profil des pétioles de *L. tuberum*; 19, profil des pétioles de *L. racovitzai*; 20, profil du thorax et des pétioles de *L. rabaudi*; 21, tête de *L. clypeatus*, vue dorsale.

Après examen du type de *L. melanocephalus*, nous estimons, avec PLATEAUX, qu'il est identique à celui de *L. pyrenaeus*.

PLATEAUX (1984) a établi la synonymie suivante : *L. tuberum* (Fabricius, 1775) = *L. pyrenaeus* Bondroit, 1918.

On la complétera donc ainsi : *L. tuberum* (Fabricius, 1775) = *L. melanocephalus* Emery, 1870; = *L. pyrenaeus* Bondroit, 1918. *L. tuberum* est nouveau pour la Corse.

GROUPE *interruptus*

Il est représenté dans nos récoltes par deux espèces, *L. racovitzai* et *L. tristis*. Depuis la publication de DU MERLE (1978) sur les fourmis du mont Ventoux, cet auteur et PLATEAUX (*comm. pers.*) ont révisé les récoltes de *L. racovitzai* de cette région et identifié également *L. tristis*. Il s'avère que les deux espèces sont très proches (comme FISCHER l'a constaté également). « Elles se distinguent surtout par la striation plus dense de la tête des ouvrières de *L. tristis*. Ce caractère appelle une certaine attention car les individus de petite taille ont, dans les deux espèces, la tête plus lisse que les grands individus. Les récoltes du Ventoux contenaient en fait les deux espèces, *L. tristis* et *L. racovitzai*, avec des écologies un peu différentes » (PLATEAUX, *in litt.*). C'est ce qui semble se passer également en Corse où *L. tristis* était resté inaperçu jusqu'à maintenant. L'espèce est nouvelle pour l'île.

Le genre **TETRAMORIUM** Mayr, 1855

Le genre est représenté, en Corse, par sept espèces, *T. caespitum, T. forte, T. semilaeve, T. brevicorne, T. punicum, T. meridionale* et *Tetramorium* sp., toutes appartenant au groupe *caespitum* qui demande actuellement une révision sérieuse, encore impossible faute de matériel suffisant, provenant de l'Europe entière.

1 et 2 — *T. caespitum* (Linné, 1758) et *T. forte* Forel, 1903 (= *T. caespitum* var. *forte* Forel)

FOREL avait décrit *T. forte* sous la forme d'une variété de *caespitum*. BONDROIT (1918) met la variété en synonymie avec l'espèce tandis que BARONI-URBANI (1971) et KUTTER (1977) la considèrent toujours comme une variété et que COLLINGWOOD (1978) ainsi que AGOSTI et COLLINGWOOD (1987*a*) la traitent comme une espèce valide. La distinction entre *T. forte* et *T. caespitum*, telle qu'elle apparaît à travers les clés de COLLINGWOOD et d'AGOSTI et COLLINGWOOD, s'appuie principalement sur la sculpture des pétiole et postpétiole. Pour COLLINGWOOD (1978), les pétiole et postpétiole de *T. forte* sont franchement rugueux mais sans sculpture, tandis que, chez *T. caespitum*, ils sont seulement ponctués. Pour AGOSTI et COLLINGWOOD (1987*a*), le pétiole de *T. forte*, en général, présente quelques rides et le postpétiole possède des stries concentriques ; les pétiole et postpétiole de *T. caespitum* montrent un nœud lisse et brillant sur le dessus.

L'examen des six ouvrières de la série-type de *T. caespitum* var. *forte* de Forel, provenant de Dieulefit, dans la Drôme, et des trois ouvrières paratypes provenant d'Albaron, en

Camargue, montre que les stries concentriques du postpétiole, indiquées par AGOSTI et COLLINGWOOD, se retrouvent chez une seule des neuf ouvrières ; les huit autres ont des stries longitudinales (fig. 22 à 24).

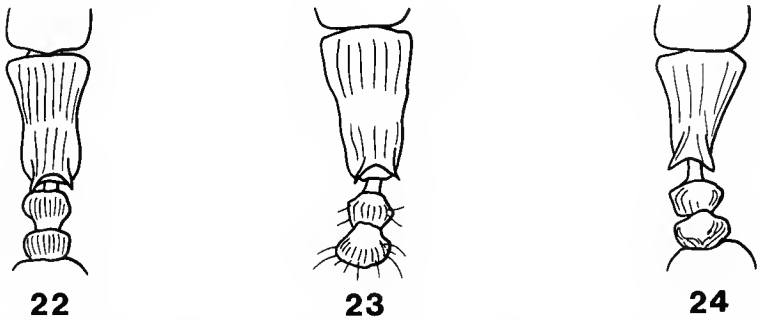


FIG. 22 à 24 — *Tetramorium forte* : 22, thorax et pétioles du lectotype, vue dorsale; 23, *idem* chez une ouvrière typique de Dieulefit; 24, *idem* chez une ouvrière de Corse.

En fait, la sculpture des pétioles est éminemment variable chez presque tous les *Tetramorium* et n'est pas un caractère discriminant. D'après la description originale, de FOREL, et celle des auteurs suivants, ce serait surtout la taille des individus, la sculpture de la tête et du thorax très grossière et la longueur des épines qui distingueraient *T. forte* de *T. caespitum*, chez les ouvrières. Justement, en Corse, il existe des populations de « *T. caespitum* » dont les ouvrières ont une grande taille (jusqu'à 4 mm alors que la forme typique de *T. caespitum* mesure entre 2,3 et 3,5 mm), un tégument très fortement strié et des épines assez longues. En ce qui concerne la sculpture, certaines présentent des stries ou au moins des ponctuations en lignes concentriques autour du sommet du postpétiole, qui reste souvent lisse et brillant au centre, mais on trouve également beaucoup d'individus intermédiaires, au postpétiole plus ou moins strié selon l'un ou l'autre mode (concentrique ou longitudinal). Les sexués ne montrent apparemment pas de différence, mais ils ont été incomplètement étudiés.

Il est peut-être prématuré de conclure sur le statut de *T. forte* : espèce valide ou simple variété ? Cependant, sur le terrain, nous avons remarqué nettement deux sortes de populations parmi les ouvrières de « *T. caespitum* », avec une écologie différente. Aussi nous distinguons *T. caespitum* de *T. forte*, en les considérant comme deux espèces chez lesquelles des études ultérieures comparées (morphologiques, biochimiques, physiologiques, écologiques et éthologiques) montreront sans doute des différences plus prononcées.

3 — *T. semilaeve* André, 1881, ne pose aucun problème taxinomique particulier. Il ressemble à *T. caespitum* mais il est, en moyenne, plus petit (2,2 à 2,7 mm) ; la sculpture est plus fine, plus superficielle, et les stries sur la tête et le thorax sont souvent discontinues laissant apparaître des plages de tégument brillant. La coloration est plus claire.

4 — *T. brevicorne* Emery, 1916, se reconnaît assez bien à la brièveté de son scape. Il ressemble cependant beaucoup à *T. caespitum*.

5 — *T. punicum* (F. Smith, 1861) est caractérisé par la sculpture du dessus de la tête, très superficielle, comprenant des stries longitudinales fines qui deviennent divergentes sur le vertex (fig. 25); il présente des stries également superficielles sur le thorax, un postpétiole assez étroit comme celui de *T. semilaeve* et sa couleur est brun à jaune foncé. L'espèce est nouvelle pour la Corse.

6 — *T. meridionale* Emery, 1870 : Les ouvrières et les reines se reconnaissent essentiellement aux stries transversales du vertex (fig. 26). Elles ont une couleur brun rougeâtre à jaune foncé. On trouve souvent les ouvrières en mélange avec celles de *T. caespitum* ou de *T. semilaeve* et, selon tous les auteurs, le seul caractère de la sculpture du vertex suffit à les distinguer de ceux-ci. Quant aux mâles, nous n'en avons pas encore trouvé dans l'île.

7 — *Tetramorium* sp. a été découvert dans la vallée moyenne du Tavignano, au centre de la Corse, dans deux stations : au Pont St-Jean, et à 6 km au sud-est de Corte entre 180 et 200 m d'altitude. Il présente un ensemble de caractères morphologiques qui le situent dans le groupe *caespitum* sans que l'on puisse le rattacher à l'une ou l'autre des espèces de ce groupe.

25 **26** **27** **28**

FIG. 25 à 28. — Vertex de l'ouvrière : 25, *Tetramorium punicum*; 26, *T. meridionale*; 27 et 28, *Tetramorium* sp.

DESCRIPTION DE *Tetramorium* sp.

Les ouvrières : Elles sont d'une couleur sombre, brun-noir comme celles de *T. caespitum*; la sculpture accusée de leur tégument et leurs épines très robustes rappellent *T. forte*; leur taille est semblable à celle des ouvrières de *T. caespitum*, de *T. semilaeve* et de *T. meridionale*. Le nœud du pétiole porte parfois quelques stries longitudinales et des ponctuations. Le postpétiole est au moins ponctué avec parfois quelques stries, pratiquement sans plage lisse. Toute la partie inclinée de l'épinotum est ponctuée; entre les épines les ponctuations peuvent s'ordonner comme des stries. Ces ouvrières ont une sculpture céphalique particulière : tout le dessus de la tête présente des stries longitudinales qui, au niveau du vertex, soit s'écartent de chaque côté de l'axe de la tête, divergentes comme chez *T. punicum*, soit s'interrompent et laissent place à des stries transversales comme chez *T. meridionale*. Mais ces stries divergentes ou transversales sont plus accentuées que chez *T. meridionale* et *T. punicum* (fig. 27-28). Enfin la pilosité du scape et des pattes est plus redressée que chez les autres espèces citées.

Les reines (fig. 29 à 32) : Nettement plus petites que celles de *T. caespitum* et *T. forte*, elles ont la taille des reines de *T. semilaeve, T. meridionale* ou *T. punicum*. Comme les ouvrières, elles sont d'un brun-noir profond avec les pattes, les antennes et les articulations plus claires,

parfois jaunes. Elles sont différentes des reines de *T. meridionale* dont la couleur varie du jaune-brun au brun-rouge, avec parfois quelques points brun sombre (articulation des ailes, pourtour des ocelles, bord du vertex et bords des pétioles soulignés de brun-noir). Elles sont également plus foncées que les reines de *T. punicum*. Leur tête est striée comme celle des ouvrières. Neuf reines ont été examinées : trois montrent surtout des stries divergentes, les autres ont le vertex seulement strié transversalement. Leur thorax est moins massif que celui des reines de *T. meridionale*, leur pétiole moins large avec le sommet du nœud plus épais, moins échancré vu de dos et finement strié transversalement sur sa face postérieure. Le postpétiole est transverse mais moins large que celui de *T. meridionale*. Il est strié comme le pétiole et la striation des deux est beaucoup plus visible que chez *T. meridionale*. La pilosité est à demi dressée comme chez les ouvrières.

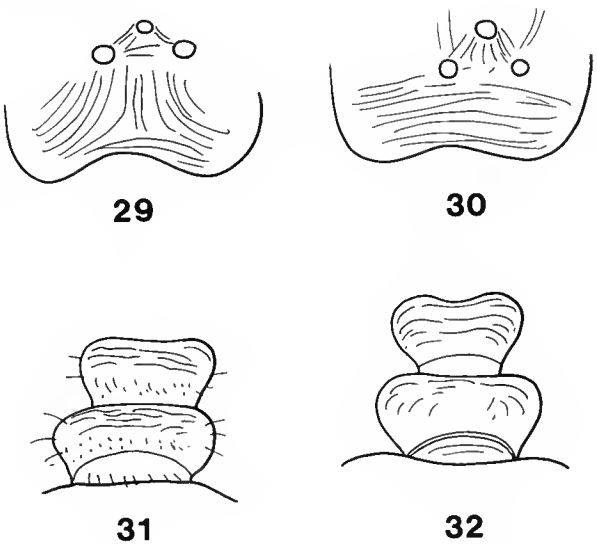


FIG. 29 à 32. — Reine de *Tetramorium* sp. : 29, vertex; 31, pétioles, vue postérieure; reine de *T. meridionale* : 30, vertex; 32, pétioles, vue postérieure.

Les mâles : Ils sont très sombres, comme les mâles de tous les autres *Tetramorium* cités. Le scutum est finement strié, longitudinalement, sauf une surface lisse étroite à l'avant, formant un triangle allongé à la pointe dirigée vers l'arrière du corps (fig. 33), alors qu'il est lisse en partie ou entièrement chez *T. caespitum* (fig. 34), *T. forte, T. punicum* et *T. semilaeve*. Les dents épinotales sont bien marquées. La description succincte que fait MENOZZI (1921) du mâle qu'il attribue à *T. meridionale* ne s'applique pas aux mâles de *Tetramorium* sp. : cet auteur indique que le thorax de *T. meridionale* est beaucoup plus gros que celui des mâles des autres espèces européennes, que le scutum est profondément strié transversalement et le scutellum longitudinalement, enfin que l'épinotum possède des dents à peine visibles.

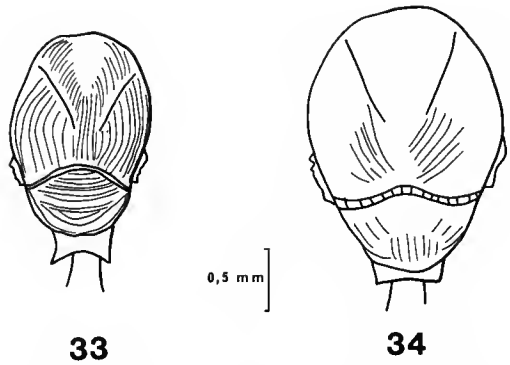


FIG. 33-34. — Thorax du mâle, vue dorsale : 33, *Tetramorium* sp.; 34. *T. caespitum*.

DISCUSSION

Actuellement, à notre avis, on se trouve devant trois possibilités : 1) il s'agit d'une espèce nouvelle; 2) ou bien il s'agit de sociétés de *T. meridionale* dont les individus sont particulièrement sombres et sculptés, avec des épines épinotales très développées, présentant une grande variation dans la sculpture du vertex des ouvrières et des reines jamais encore remarquée; la description du mâle par MENOZZI est donc à remettre en cause; 3) ou enfin ces sociétés sont des hybrides de *T. punicum* et *T. meridionale*, dont les individus sont très sombres.

Il sera nécessaire de recueillir des informations supplémentaires pour conclure à ce sujet : il faudra récolter des sociétés complètes de *T. meridionale* et de *T. punicum* pour apprécier l'éventail des variations morphologiques et de coloration chez les ouvrières, les reines et les mâles, il faudra aussi effectuer des élevages. Seule une étude abondamment documentée permettra de juger du véritable statut de ce *Tetramorium*.

Le genre **TAPINOMA** Förster, 1850

Nous trouvons en Corse trois espèces de *Tapinoma* : *T. ambiguum* Emery, 1925, *T. nigerrimum* (Nylander, 1856) et *T. simrothi* Krausse, 1909. Morphologiquement, ces trois espèces sont très proches les unes des autres. EMERY (1925) considérait *T. ambiguum* comme une simple variété de *T. erraticum* (Latreille, 1798) et *T. simrothi* a été d'abord nommé *erratico nigerrimum* par FOREL (1904).

EMERY, en 1925, étudie à la fois les ouvrières, les femelles sexuées et les mâles de plusieurs espèces de la région méditerranéenne. Toute son étude confirme que la distinction entre *T. simrothi* et *T. erraticum* est souvent très délicate. Il estime que les ouvrières de *T. simrothi* « ont les antennes plus grêles et les premiers articles du funicule plus allongés » [que celles de *T.*

erraticum]. A propos des reines de *T. simrothi*, EMERY indique que « les exemplaires de Corse et de Sardaigne sont parmi les plus petits et peuvent aisément passer pour *T. erraticum*, si l'on n'a pas les ouvrières correspondantes. Elles se distinguent aussi de *T. erraticum*, comme les ouvrières, par la structure de leurs antennes ».

Sauf BARONI-URBANI (1971), qui réunit *T. erraticum, T. nigerrimum* et *T. simrothi* sous le seul nom de *T. erraticum*, tous les auteurs actuels, comme EMERY, considèrent que les trois espèces sont distinctes, ne serait-ce que par les genitalia des mâles bien différents.

Cependant, la détermination de ces espèces reste extrêmement difficile. COLLINGWOOD (1978), SCHEMBRI et COLLINGWOOD (1980), AGOSTI et COLLINGWOOD (1987*a*) ont publié des clés de détermination pour des *Tapinoma*. La clé de SCHEMBRI et COLLINGWOOD ne traite que des reines et des mâles, déjà bien connus après le travail d'EMERY (1925). Les autres ne concernent jamais les trois espèces corses à la fois, n'envisagent que les ouvrières et s'appuient sur des caractères qui ne sont pas toujours stables.

Celle de COLLINGWOOD (1978) ne concerne pas *T. ambiguum*; elle ne donne qu'un seul caractère pour distinguer les ouvrières de *T. erraticum* et *T. simrothi*, l'échancrure clypéale : « clypeal notch deeper than wide : *simrothi* », « clypeal notch shallow, semicircular : *erraticum* »; or, dans une société de ces espèces, on peut trouver beaucoup d'intermédiaires entre les deux formes d'échancrure clypéale.

La clé d'AGOSTI et COLLINGWOOD (1987*a*) concerne *T. ambiguum, T. erraticum* et *T. simrothi* mais *T. nigerrimum* est exclu. Ces auteurs mesurent l'échancrure clypéale, ce qui leur permet de calculer un indice appelé « CNI = Clypeal Notch Index ». Cet indice est égal à la profondeur de l'échancrure du clypéus multipliée par 100 et divisée par sa largeur. *T. ambiguum* se distinguerait par un indice plus petit que 100. *T. erraticum* aurait un indice égal à 100 et les articles du funicule antennaire courts. *T. simrothi* aurait un indice supérieur à 150 et les articles du funicule antennaire longs.

Enfin, SEIFFERT (1984) estime qu'il est possible de distinguer les ouvrières de *T. erraticum* et de *T. ambiguum* par la mesure de la profondeur et la forme de l'incision clypéale, en relation avec la mesure de la largeur de la tête. Cet auteur calcule ainsi un autre indice de l'incision du clypéus différent de l'indice de AGOSTI et COLLINGWOOD, égal à la profondeur maximale de l'incision, exprimée en pourcentage de la largeur de la tête. Statistiquement, cet indice séparerait correctement environ 87 % des ouvrières qu'il mesure et serait très efficace pour distinguer les reines.

A notre avis aucune des clés citées, ni le travail de SEIFFERT, ne permettent de distinguer entre elles les ouvrières de *T. simrothi*, de *T. ambiguum* et de *T. erraticum*.

Nous estimons que trois espèces de *Tapinoma* sont sûrement présentes en Corse.

1 — *T. nigerrimum* : La taille des ouvrières varie de 3 à 5 mm alors que chez *T. simrothi* et *T. ambiguum* elle varie de 2,5 à 4 mm. Il n'est donc pas difficile de déterminer les plus grandes ouvrières. Mais, comme le font remarquer COLLINGWOOD et YARROW (1969), il y a beaucoup de nids dont les ouvrières sont toutes assez petites. Cependant, le profil du thorax différent permet de distinguer nettement *T. nigerrimum* (fig. 35) de *T. ambiguum* ou *T. simrothi* (fig. 36). En outre, l'échancrure du clypéus, chez *T. nigerrimum*, est profonde et ses bords sont parallèles (fig. 37). Le caractère « clypéus », qui est stable chez *T. nigerrimum*, venant s'ajouter au caractère du profil thoracique, permet de reconnaître aisément cette espèce.

2 et 3 — *T. simrothi* et *T. ambiguum* : Il est impossible, à notre avis, de distinguer morphologiquement *T. simrothi* de *T. ambiguum* à partir des seules femelles (ouvrières et reines). Nous pouvons cependant affirmer que ces deux espèces existent bien en Corse car nous en avons pris des mâles. Malheureusement tous ces mâles ont été pris isolés, hors du nid.

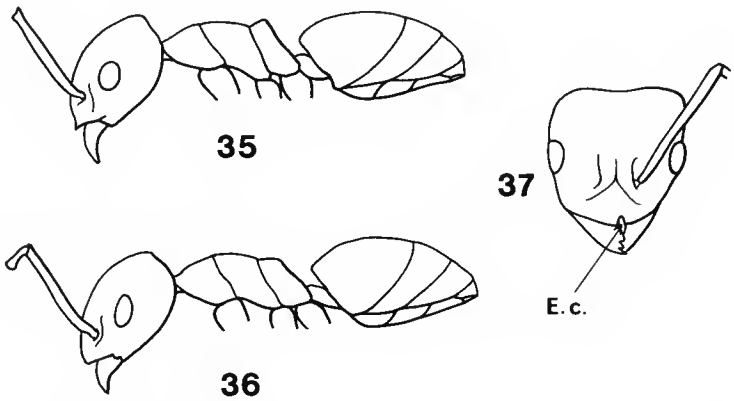


FIG. 35 à 37. — *Tapinoma* : 35, profil d'unc ouvrière de *T. nigerrimum*; 36, profil d'une ouvrière de *T. ambiguum* ou *T. simrothi*; 37, tête de *T. nigerrimum*, de face (E.c. : échancrure clypéale).

En revanche nous n'avons jamais pris de mâles de *T. erraticum* en Corse.

DEBOUGE et GASPARD (1983) mentionnent dans leur liste d'espèces corses *T. nigerrimum* et *T. erraticum* et non *T. simrothi*, mais nous ignorons si ces auteurs ont effectué leurs déterminations sur des sociétés complètes, ou du moins sur des ouvrières prises avec des mâles.

BERNARD (1968) cite *T. erraticum, T. simrothi* et *T. nigerrimum* pour la Corse. Parmi les fourmis de Corse de sa collection, nous n'avons pas vu de mâles de *T. erraticum* mais seulement de *T. nigerrimum, T. ambiguum* et *T. simrothi*; les ouvrières et les reines de ces *Tapinoma* de Corse ont des antennes plutôt allongées, l'échancrure du clypéus des spécimens étant très variable.

Toutes les ouvrières corses que nous-même (1974, 1974*a*, 1986) ou d'autres auteurs ont appelées *erraticum* sont peut-être des *T. ambiguum* ou des *T. simrothi*. Il se peut que *T. erraticum*, que nous avions cru très abondant en Corse, en soit totalement absent comme le supposait EMERY qui écrit (1925 : 49) : « Je présume que la Fourmi de Sardaigne déterminée par Krausse *T. erraticum* typique est fondée sur de petits individus de *simrothi* qu'on ne peut que difficilement distinguer de *T. erraticum*. L'armature génitale des mâles des deux espèces est caractéristique; or je n'ai jamais vu de Corse, ni de Sardaigne, un seul mâle de *T. erraticum*. ».

En conclusion, nous dirons que l'existence de *T. erraticum* en Corse paraît douteuse tant que l'on n'y aura pas capturé de mâles. Il ne figurera donc pas dans notre liste des espèces de fourmis corses. *T. ambiguum* est nouveau pour l'île.

Le genre **PLAGIOLEPIS** Mayr, 1861

Ce genre est représenté dans l'île par deux espèces, *P. pygmaea* (Latreille, 1798) et *P. vindobonensis* Lomnicki, 1925. Si *P. pygmaea* ne nous a jamais posé de problème de détermination, le cas de *P. vindobonensis* a été un peu différent et nécessite une mise au point.

Pour BERNARD (1968), l'espèce *P. vindobonensis* n'existe pas : cette forme ne serait qu'une simple variation individuelle que l'on rencontrerait fréquemment parmi des *P. pygmaea* s. str. Cependant, STÄRCKE (1936), tout comme STITZ (1939), considérait déjà *P. vindobonensis* comme une espèce valide, et aucun auteur actuel n'en doute. FABER, en 1969, décrit une fourmi parasite strictement inféodée à *P. vindobonensis, Aporomyrmex ampeloni*, et KUTTER, en 1977, rappelle l'étude dans laquelle KRATOCHVIL (1944) compare *P. pygmaea* et *P. vindobonensis* en donnant une carte de leur répartition en Europe.

En 1974, en nous fiant à l'opinion de BERNARD, nous avions nommé *P. schmitzi* Forel, 1895, des sociétés dont les individus étaient différents de *pygmaea*. L'examen des types de *P. schmitzi*, la consultation des travaux de FABER et de KRATOCHVIL, l'étude d'exemplaires de *schmitzi* et de *vindobonensis* que nous a transmis ESPADALER, enfin la révision de toutes nos récoltes de *Plagiolepis* nous ont montré que *P. schmitzi* n'existe pas en Corse alors que *P. vindobonensis* est présent. Cette espèce est nouvelle pour l'île.

Rappelons que *P. vindobonensis* (fig. 38 à 40) se distingue de *P. pygmaea* (fig. 41 à 43) par les caractères suivants : la taille des articles antennaires, caractère stable chez les ouvrières, les reines et les mâles ainsi que la forme des genitalia mâles. D'autre part, comme *P. pygmaea*, il possède une pilosité éparse et sa pubescence très réduite laisse apparaître le tégument brillant,

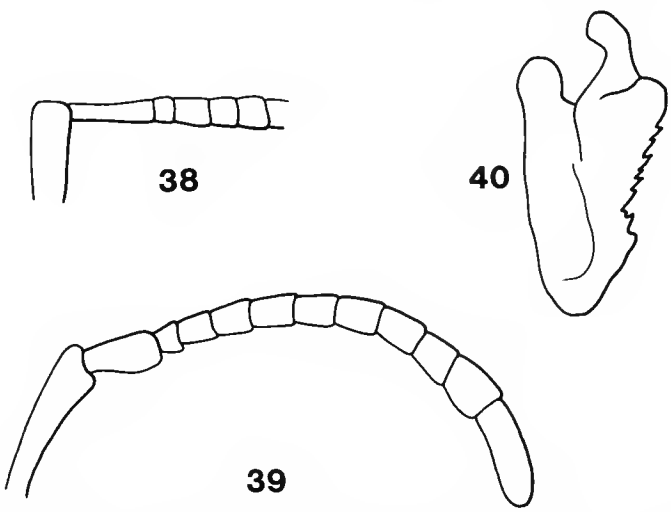


FIG. 38 à 40. — *Plagiolepis vindobonensis* : 38, cinq premiers articles du funicule chez l'ouvrière ; 39, funicule du mâle ; 40, sagitta.

d'un marron plus ou moins foncé, ces caractères de la pilosité distinguant bien les deux espèces, *vindobonensis* et *pygmaea*, du groupe des *Plagiolepis* nord-africains, *P. schmitzi* Forel, 1895 et *P. barbara* Santschi, 1911, dont la pubescence abondante cache presque le tégument.

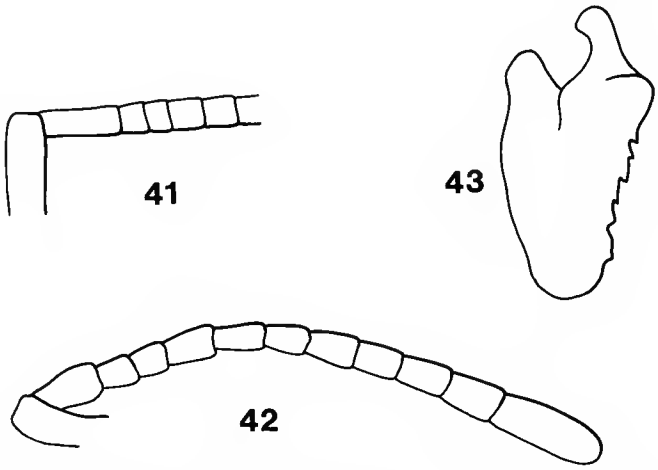


FIG. 41 à 43. — *Plagiolepis pygmaea* : 41, cinq premiers articles du funicule chez l'ouvrière ; 42, funicule du mâle ; 43, sagitta.

Le genre **LASIUS** Fabricius, 1804

Le genre *Lasius* est représenté en Corse par neuf espèces. Certaines sont très communes comme *L. emarginatus* et *L. niger*, d'autres rares, ou du moins encore mal connues et peu fréquentes dans les collections. La révision du genre faite par WILSON (1955), très utile pour l'étude des *Lasius* du groupe *niger*, sera souvent citée ici. En ce qui concerne trois espèces rares, *bicornis, mixtus* et *umbratus*, l'étude de COLLINGWOOD (1963) est la mise au point la plus complète. Pour le groupe *flavus*, c'est le travail de SEIFFERT (1983) qui a été consulté.

I. LE GROUPE *niger* comprend, en Corse, quatre espèces : *alienus, brunneus, emarginatus* et *niger*. Nous envisageons ici les ouvrières.

1 — *L. alienus* (Förster, 1850) ressemble beaucoup au *L. niger* (Linné, 1758) typique dont il a les proportions et la coloration. *L. alienus* se reconnaît cependant par sa pilosité très réduite : les scapes (fig. 44) et les pattes portent au maximum de 5 à 20 poils dressés et le corps est presque glabre (WILSON, 1955). En Corse, les deux espèces se distinguent bien par ce caractère de la pilosité, ce qui n'est pas toujours le cas en Europe continentale et en Amérique du Nord.

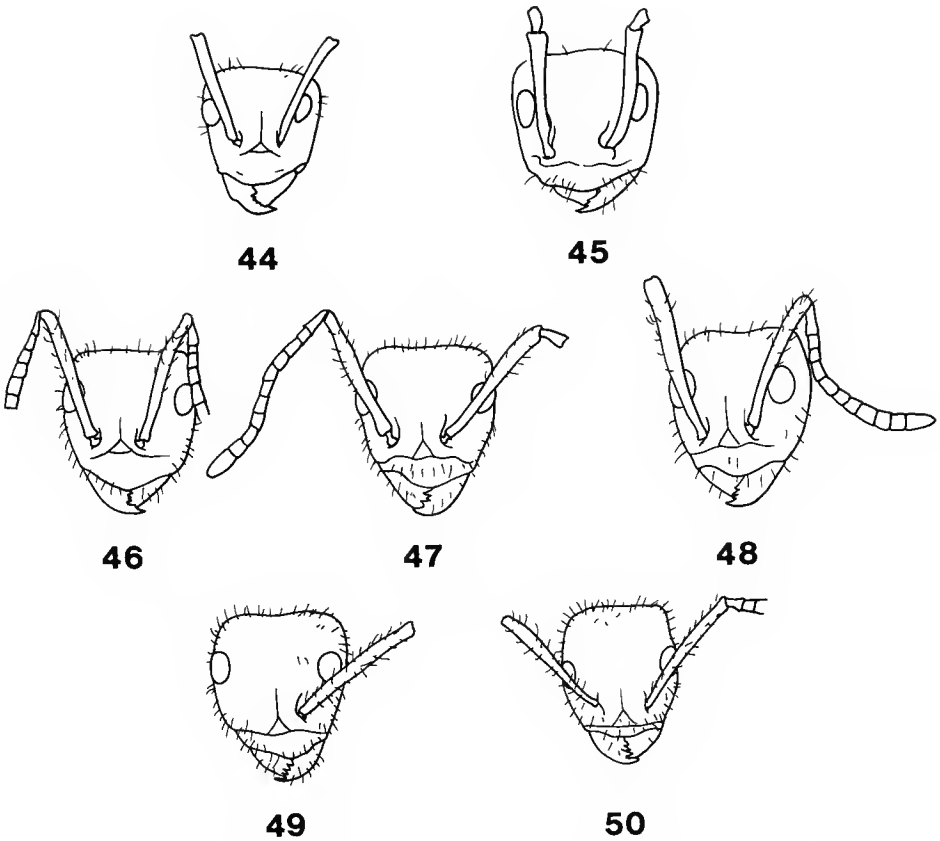


FIG. 44 à 50. — *Lasius*, tête de l'ouvrière, de face : 44, *L. alienus*; 45, *L. brunneus*; 46, 47 et 48, *L. emarginatus* : 46, îlot Porri, 30 m d'altitude (Corse); 47, vallée de l'Asco, 1 400 m (Corse); 48, jardin du Laboratoire, MNHN, (Paris); 49 et 50, *L. niger* : 49, Santa Manza (Corse); 50, Haute-Provence.

2 — *L. brunneus* (Latreille, 1798) possède aussi une pilosité réduite, les appendices et le corps entier sont dépourvus de poils dressés. Il est bien reconnaissable à sa large tête (fig. 45). L'indice du scape (IS = longueur du scape × 100/largeur de la tête), entre 82 et 91, est le plus bas de tous ceux calculés pour les espèces du groupe, toujours selon WILSON. Plutôt bicolore, il a la tête et le gastre brun sombre à brun-noir, le thorax brun plus clair.

3 — *L. emarginatus* (Olivier, 1791) se reconnaît généralement très bien, par la pilosité abondante des scapes, des pattes ainsi que du corps, et par la couleur : le thorax est brun-rouge, la tête et le gastre brun foncé. Enfin il possède un scape long et une tête relativement étroite (IS de plus de 103, WILSON, 1955) (fig. 46 à 48).

4 — *L. niger* (Linné, 1758) possède un scape assez allongé (IS = 95 à 103 maximum, WILSON, *op. cit.*) mais une tête plus large que celle de *L. emarginatus* (fig. 49-50). Typiquement, il est d'une couleur uniforme brun sombre à noir. La pilosité des scapes, des pattes et de tout le corps est particulièrement fournie en poils dressés.

Toutefois, en Corse, les ouvrières de *L. niger* et de *L. emarginatus* présentent de fortes convergences entre elles, tandis qu'elles sont très distinctes en Europe continentale, au nord de la région méditerranéenne.

Ces convergences portent sur la coloration, la pilosité et l'indice du scape.

a) *La coloration* : Certaines populations de *L. niger* de Corse paraissent presque aussi bicolores que des ouvrières de *L. emarginatus* du continent : le thorax et le pétiole sont plus clairs que la tête et le gastre, contrairement à ce que l'on observe chez la forme typique unicolore du continent. Cependant, chez *L. niger*, en Corse, au moins le dos du thorax présente toujours des taches sombres. A l'inverse, *L. emarginatus* peut présenter un thorax assombri et une tendance à un aspect uniforme de la coloration de tout le corps, alors qu'il est principalement caractérisé, dans la forme typique du continent, par un thorax rougeâtre contrastant fortement avec la tête et le gastre brun sombre.

b) *La pilosité* : Les poils dressés (« standing hairs » pour WILSON, 1955) ou semi-dressés, sur le corps et sur les appendices (scapes et pattes), tendent à devenir aussi nombreux dans les deux espèces et la distinction basée sur la pilosité devient parfois délicate. *L. niger* est très riche en poils dressés mais *L. emarginatus*, en Corse, est parfois « presque » aussi poilu. Vue de face, la tête de ce dernier présente cependant moins de poils dressés sur le vertex, les joues et le clypéus que *L. niger*. En Corse comme en Europe continentale, le scape de *L. niger*, en général, est garni de poils dressés sur toute la longueur et des deux côtés (interne et externe), alors que chez *L. emarginatus* les poils dressés du scape sont plus abondants sur les deux tiers apicaux du bord externe du scape. C'est un caractère qui permet donc de différencier les ouvrières des deux espèces même en Corse.

c) *L'indice du scape* (IS) : Il sépare très nettement les deux espèces en Europe continentale. En Corse il n'en est pas toujours de même.

Pour calculer cet indice en respectant les limites indiquées par WILSON, on a mesuré les ouvrières moyennes en éliminant les plus grandes, soit, chez *L. emarginatus*, 51 ouvrières dont la largeur de la tête ne dépassait pas 1,10 mm, provenant de 26 sociétés, et, chez *L. niger*, 45 ouvrières dont la tête avait une largeur comprise entre 0,61 et 1,21 mm, prises dans 22 sociétés différentes.

Résultats obtenus en calculant l'indice du scape

L. niger, en Corse, possède, en moyenne (tabl. VI), un scape aussi long que celui de *L. emarginatus* (0,90 mm) mais sa tête est toujours plus large (0,86 au lieu de 0,80 mm).

Sur un diagramme qui traduit le rapport entre la longueur du scape et la largeur de la tête

TABLEAU VI. — Données morphométriques chez des ouvrières de *Lasius niger* et *L. emarginatus* de Corse. (IS : indice du scape; m : moyenne; s : écart-type; e : étendue des mesures; n : nombre d'individus mesurés.)

		LONGUEUR DU SCAPE (mm)	LARGEUR DE LA TÊTE (mm)	IS	IS (selon WILSON, 1955)
Lasius niger (n = 45)	m	0,90	0,86	105,2	95 à 103
	s	± 0,08	± 0,10	5,58	
	e	0,73-1,03	0,65-1,05	93-117	
Lasius emarginatus (n = 51)	m	0,90	0,80	112,3	plus de 103
	s	± 0,10	± 0,11	6,36	
	e	0,70-1,05	0,55-1,00	100-129	

chez 32 ouvrières de chaque espèce (fig. 51), on constate que les points concernant *L. emarginatus* se trouvent en majorité vers le haut et la gauche du diagramme. Ils correspondent à des valeurs élevées pour la longueur du scape et à des valeurs basses pour la largeur de la tête, c'est-à-dire à un IS élevé (IS = 100 à 129, cf. tabl. VI). Les points concernant *L. niger* se

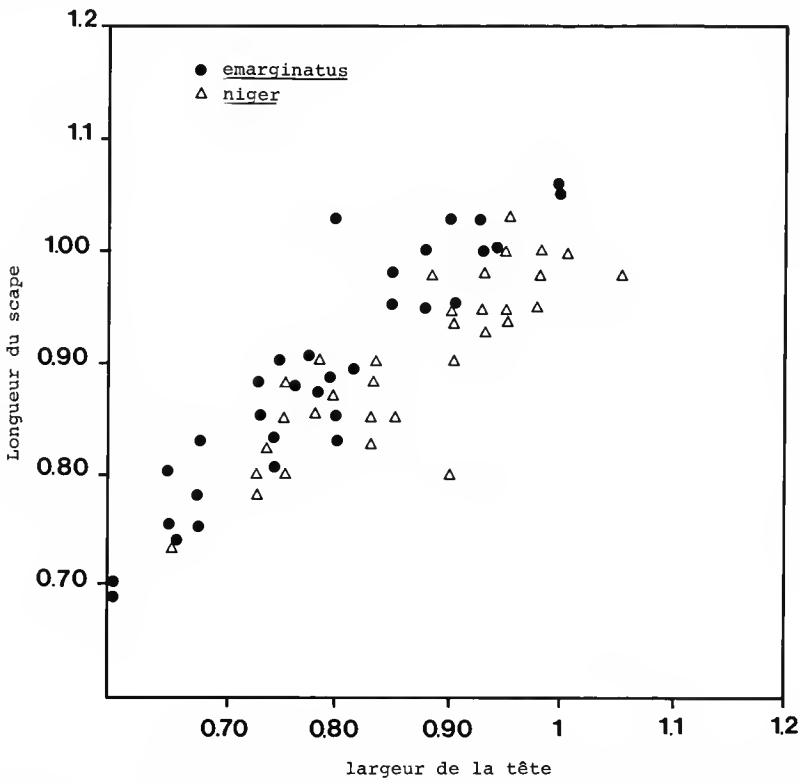


FIG. 51. — Rapport Longueur du scape/largeur de la tête chez 32 ouvrières de *L. emarginatus* et 32 ouvrières de *L. niger*, de Corse.

retrouvent en majorité vers la droite et en bas du diagramme. Ils correspondent à des valeurs élevées pour la largeur de la tête et à des valeurs basses pour la longueur du scape, c'est-à-dire à un IS plus bas (IS = 93 à 117, cf. tabl. VI). Mais ces deux séries de points se confondent sur une partie du diagramme.

La séparation entre les deux espèces est beaucoup plus nette sur le continent. En effet, le diagramme emprunté à WILSON (fig. 52) montre que les points correspondant aux mesures effectuées à partir d'individus de *L. emarginatus* et de *L. niger* de toute l'Europe forment deux lignes parallèles. Les points correspondant à *L. emarginatus* se disposent à gauche et en haut du diagramme, tandis que ceux de *L. niger* sont à droite et vers le bas.

En rassemblant dans huit classes les valeurs de l'IS des deux groupes d'ouvrières mesurées, on observe sur les histogrammes obtenus (fig. 53) un très important chevauchement. Les individus dont l'IS est compris entre 95,5 et 120,5 (classes II à VI) sont impossibles à déterminer par le seul calcul de cet indice. Or, l'IS moyen de *L. emarginatus* est égal à 112, 3 et celui de *L. niger* à 105,2 (tabl. VI). Il est donc évident que, en Corse, la distinction des ouvrières des deux espèces à partir de cet indice est souvent impossible.

WILSON constate aussi (1955 : 60 et 65) que les populations de *L. niger* d'Afrique du Nord, Baléares, Açores, Madère et Asie de l'Est qu'il a pu étudier ont un indice du scape différent de celui des populations d'Europe et d'Amérique du Nord et note également des convergences avec *L. emarginatus*.

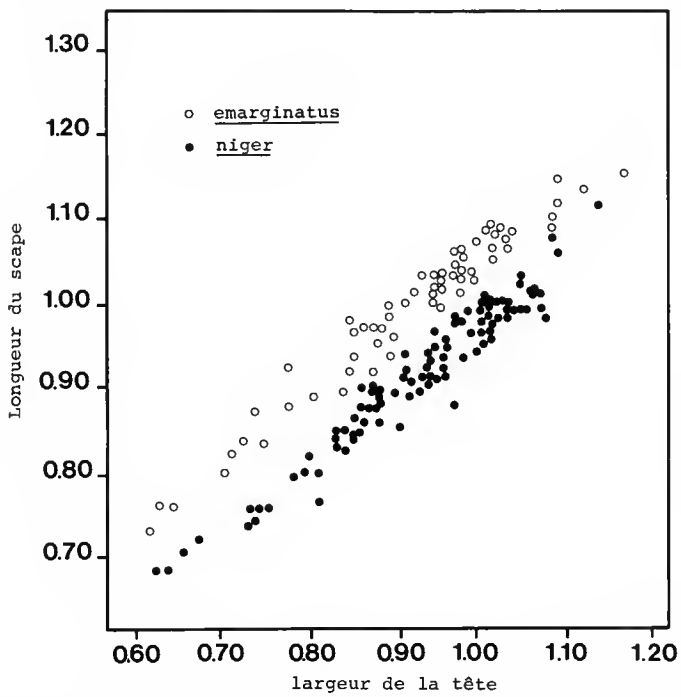


FIG. 52. — Rapport Longueur du scape/largeur de la tête chez des ouvrières de *L. emarginatus* et de *L. niger* d'Europe (d'après WILSON, 1955).

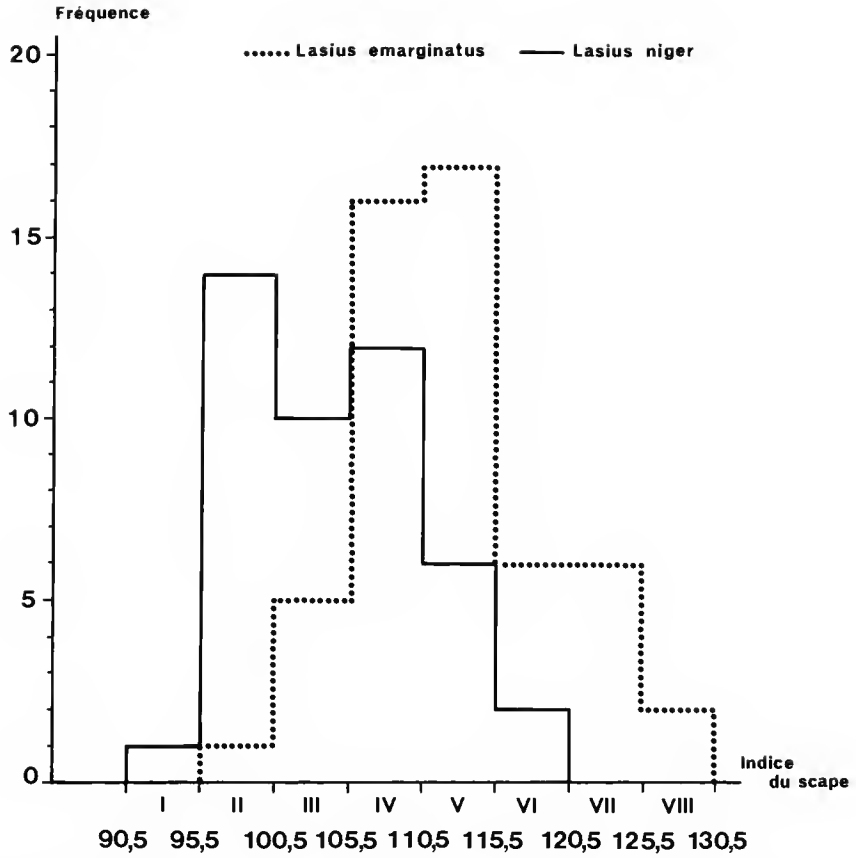


FIG. 53. — Distribution de l'indice du scape dans 8 classes (5 unités par classe) chez des ouvrières de *L. emarginatus* et de *L. niger* de Corse.

On remarquera que si la distinction des ouvrières est souvent très délicate, en revanche les mâles des espèces du groupe *niger* se distinguent par leurs genitalia (fig. 54 à 56). Cependant il est relativement peu fréquent de recueillir des mâles avec des ouvrières dans les mêmes prélèvements.

II. LE GROUPE *flavus* est représenté en Corse par deux espèces : *L. flavus* et *L. myops*.

1 — *L. flavus* (Fabricius, 1781) ne pose aucun problème particulier de détermination.

2 — *L. myops* Forel, 1894 est considéré par WILSON comme un synonyme de *flavus*. Mais SEIFFERT (1983) a démontré qu'il existe des différences morphologiques et écologiques qui justifient le rang d'espèce attribué à *L. myops*. L'espèce est caractérisée par le faible nombre d'ommatidies de l'œil de l'ouvrière, la distribution de la coloration sombre sur la tête des reines, moins étendue que chez *L. flavus*, et les mandibules des mâles qui sont pluridenticulées alors que celles des mâles de *L. flavus* n'ont qu'une dent apicale et une dent subapicale. Ces

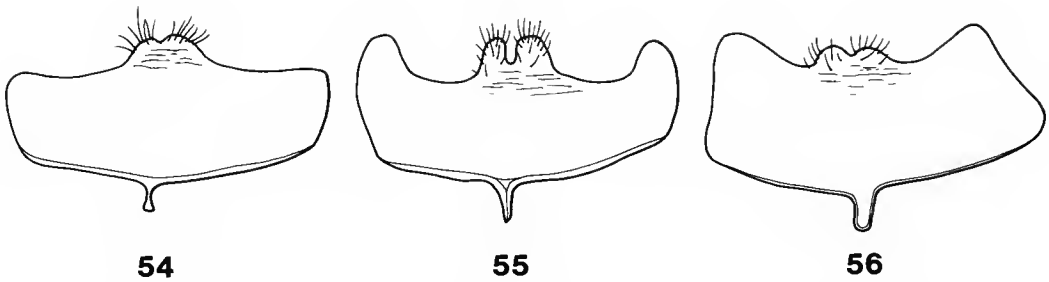


FIG. 54 à 56. — Mâle de *Lasius*, plaque sous-génitale : 54, *L. alienus*; 55, *L. emarginatus*; 56, *L. niger*.

différences sont stables, même dans des populations sympatriques. On note aussi des différences écologiques entre les deux espèces.

III. Enfin, trois *Lasius* considérés comme rares sont présents en Corse : *L. bicornis* (Förster, 1850), déjà signalé en 1986, et deux autres mentionnés ici pour la première fois, *L. mixtus* (Nylander, 1846) et *L. umbratus* (Nylander, 1846).

1 — *L. bicornis* : Nous avons pris, séparément, une reine ailée au sol et deux mâles à la lumière. Les exemplaires ont été déterminés à l'aide de la monographie de COLLINGWOOD (1963) et des dessins de KUTTER (1977).

2 — *L. mixtus* appartient au groupe *umbratus* qui rassemble plusieurs espèces, toutes rares, peu ou mal connues actuellement malgré les progrès apportés par COLLINGWOOD (1963). Nous avons récolté une femelle isolée qui appartient à l'espèce *mixtus* d'après la clé de détermination de cet auteur.

3 — *L. umbratus* : Nous avons pris 5 mâles de cette espèce, en septembre, identifiés également à l'aide de la clé de COLLINGWOOD.

LISTE DES ESPÈCES DE CORSE

Après avoir analysé la littérature concernant les fourmis de Corse, puis passé en revue neuf genres, nous présentons, dans ce paragraphe, la liste révisée des espèces de l'île.

Les espèces nouvelles pour la Corse sont signalées par une étoile, de même que l'espèce nouvelle et les deux taxons incertains.

LEPTANILLINAE

Leptanilla Emery, 1870
1 — *L. revelierei* Emery, 1870

PONERINAE
Crypropone Emery, 1892
2 — *C. ochraceum* (Mayr, 1855)

Hypoponera (Santschi, 1938)
3 – *H. abeilli* (André, 1881)
4 – *H. eduardi* (Forel, 1894)

Ponera Latreille, 1804
5 – *P. coarctata* (Latreille, 1802)

MYRMICINAE
Smithistruma Brown jr., 1948
6 – *S. baudueri* (Emery, 1875)
7 – *S. tenuipilis* (Emery, 1915)

Epiritus Emery, 1869
8 – *E. argiolus* Emery, 1869

Myrmica Latreille, 1804
9 – *M. rubra* (Linné, 1758)*
= *M. laevinodis* Nylander, 1846 (Yarrow, 1955)
10 – *M. rolandi* Bondroit, 1918*
11 – *M. sabuleti* Meinert, 1861
= *M. sabuleti* var. *spinosior* Santschi, 1931 syn. nov.
12 – *M. scabrinodis* Nylander, 1846
= *M. pilodiscapus* Bondroit, 1918 (Kutter, 1977)

Stenamma Westwood, 1840
13 – *Stenamma orousseti* n. sp.*
14 – *S. petiolatum* Emery, 1897*

Aphaenogaster Mayr, 1853
15 – *A. pallida* (Nylander, 1848)
16 – *A. subterranea* (Latreille, 1798)
17 – *A. spinosa* Emery, 1878
= *A. spinosa* var. *nitida* Emery, 1895, syn. nov.
18 – *Aphaenogaster* sp. 1*

Messor Forel, 1890
19 – *M. capitatus* (Latreille, 1798)
20 – *M. wasmanni* Krausse, 1909
= *M. barbarus wasmanni* Krausse, 1909 nov. st.
21 – *M. minor* (André, 1881)
22 – *M. structor* (Latreille, 1798)
= *M. rufitarsis* (F., 1804) (Agosti et Collingwood, 1987)

Pheidole Westwood, 1841
23 – *P. pallidula* (Nylander, 1848)

Crematogaster Lund, 1831
24 – *C. scutellaris* (Olivier, 1791)
= *C. scutellaris* var. *corsica* Santschi, 1921 syn. nov.
= *C. scutellaris* var. *degener* Santschi, 1937 syn. nov.

Solenopsis Westwood, 1841
25 – *S. fugax* (Latreille, 1798)
= *S. fugax* var. *debilior* Santschi, 1934 syn. nov.
26 – *S. orbula* Emery, 1875

Myrmecina Curtis, 1829
27 – *M. graminicola* (Latreille, 1802)

Monomorium Mayr, 1855
28 – *M. pharaonis* (Linné, 1758)

Leptothorax Mayr, 1855
29 – *L. angustulus* (Nylander, 1856)*
30 – *L. clypeatus* (Mayr, 1853)
31 – *L. exilis* Emery, 1869
32 – *L. kraussey* Emery, 1915
33 – *L. lichtensteini* Bondroit, 1918
34 – *L. luteus* Forel, 1874
35 – *L. melas* Espadaler *et al.*, 1984
36 – *L. nylanderi* (Förster, 1850)*
37 – *L. parvulus* (Schenck, 1852)
38 – *L. rabaudi* Bondroit, 1918
39 – *L. racovitzai* Bondroit, 1918
40 – *L. recedens* Nylander, 1856)
41 – *L. tristis* Bondroit, 1918*
42 – *L. tuberum* (Fabricius, 1775)*
= *L. pyrenaeus* Bondroit, 1918 (Plateaux, 1984)
= *L. melanocephalus* Emery, 1870 syn. nov.
43 – *L. unifasciatus* (Latreille, 1798)
= *L. cordieri* Bondroit, 1918 (Plateaux, 1978)
= *L. unifasciatus* var. *paolii* Santschi, 1923 (Plateaux, 1978)

Epimyrma Emery, 1915
44 – *E. corsica* (Emery, 1895)
45 – *E. kraussei* Emery, 1915
46 = *E. ravouxi* (André, 1896)

Tetramorium Mayr, 1855
47 – *T. brevicorne* Emery, 1916
48 – *T. caespitum* (Linné, 1758)
49 – *T. forte* Forel, 1903
50 – *T. meridionale* Emery, 1870
51 – *T. punicum* (Fr. Smith, 1861)*
52 – *T. semilaeve* André, 1881
53 – *Tetramorium* sp.*

Strongylognathus Mayr, 1853
54 – *S. testaceus* (Schenck, 1852)

DOLICHODERINAE
Tapinoma Förster, 1850
55 – *T. ambiguum* Emery, 1925*
56 – *T. nigerrimum* (Nylander, 1865)
57 – *T. simrothi* Krausse, 1909

Bothriomyrmex Emery, 1869
58 – *B. corsicus* Santschi, 1923

Iridomyrmex Mayr, 1862
59 – *I. humilis* (Mayr, 1868)

FORMICINAE
Plagiolepis Mayr, 1861
60 – *P. pygmaea* (Latreille, 1798)
61 – *P. vindobonensis* Lomnicki, 1925*

Lasius Fabricius, 1804
62 – *L. alienus* (Förster, 1850)
63 – *L. brunneus* (Latreille, 1798)
64 – *L. emarginatus* (Olivier, 1791)
65 – *L. niger* (Linné, 1758)
66 – *L. flavus* (Fabricius, 1781)
67 – *L. myops* Forel, 1907
68 – *L. bicornis* (Förster, 1850)
69 – *L. mixtus* (Nylander, 1846)*
70 – *L. umbratus* (Nylander, 1846)*

Camponotus Mayr, 1861
71 – *C. vagus* (Scopoli, 1763)
72 – *C. aethiops* (Latreille, 1798)
73 – *C. fallax* (Nylander, 1856)
74 – *D. gestroi* Emery, 1878
75 – *C. lateralis* (Olivier, 1791)
76 – *C. piceus* (Leach, 1825)
77 – *C. truncatus* (Spinola, 1808)

Formica Linné, 1758, sensu Mayr, 1861
78 – *F. cinerea* Mayr, 1853
79 – *F. cunicularia* Latreille, 1798
80 – *F. fusca* Linné, 1758
81 – *F. lemani* Bondroit, 1917
82 – *F. pyrenaea* Bondroit, 1918*
83 – *F. selysi* Bondroit, 1918

CONCLUSION

Les espèces constituant la myrmécofaune de la Corse se répartissent dans cinq des neuf sous-familles actuelles qui constituent la famille des Formicidae et la superfamille des Formicoidea selon Brown, 1973, ou onze sous-familles actuelles selon Holldobler et Wilson (1990). La représentation de chacune de ces sous-familles dans l'île (tabl. VII) est très semblable à celle que l'on observe dans toutes les zones tempérées, et en particulier dans la région paléarctique.

En considérant la représentation de chaque genre (tabl. VIII), on constate que, chez les Myrmicinae, les genres les plus riches sont *Leptothorax* avec quinze espèces et *Tetramorium* avec sept espèces. Chez les Formicinae, les genres les mieux représentés sont *Lasius* avec neuf espèces, *Camponotus* et *Formica* avec, respectivement, sept et six espèces.

Tableau VII. — Nombre de sous-familles, de genres et d'espèces de fourmis en Corse.

Sous-familles	Genres	Espèces
Leptanillinae	1	1
Ponerinae	3	4
Myrmicinae	15	49
Dolichoderinae	3	5
Formicinae	4	24
Total.....	26	83

TABLEAU VIII. — Nombre d'espèces par genre.

SOUS-FAMILLES	GENRES	NOMBRE D'ESPÈCES
Leptanillinae	*Leptanilla*	1
Ponerinae	*Cryptopone*	1
	Hypoponera	2
	Ponera	1
Myrmicinae	*Smithistruma*	2
	Epitritus	1
	Myrmica	4
	Stenamma	2
	Aphaenogaster	4
	Messor	4
	Pheidole	1
	Crematogaster	1
	Solenopsis	2
	Monomorium	1
	Myrmecina	1
	Leptothorax	15
	Epimyrma	3
	Tetramorium	7
	Strongylognathus	1
Dolichoderinae	*Tapinoma*	3
	Bothriomyrmex	1
	Iridomyrmex	1
Formicinae	*Plagiolepis*	2
	Lasius	9
	Camponotus	7
	Formica	6
	TOTAL.....	83

On remarquera donc la richesse et la diversité non négligeables de cette myrmécofaune insulaire. La révision systématique de tout le matériel que nous avons récolté en Corse, entre 1970 et 1986, et l'analyse critique de la littérature nous ont permis d'augmenter significativement le nombre d'espèces de cette région pour laquelle nous en indiquions 67 en 1964 alors qu'elle en comprend maintenant 83, appartenant à 26 genres.

Cette étude a mis aussi en évidence de nombreuses lacunes dans les connaissances taxinomiques actuelles sur les fourmis en général et celles de la Corse en particulier. Chez bien des espèces, les sexués, pourtant indispensables pour une diagnose correcte, sont toujours mal connus et les récoltes d'ouvrières de provenances diversifiées sont insuffisantes, ce qui rend encore plus complexes les problèmes de reconnaissance de ces insectes polymorphes. Il est incontestable que, sans sérieux apports faunistiques complémentaires, il sera encore longtemps difficile de remédier à la confusion qui règne dans le domaine de la systématique des fourmis.

Remerciements

Nous remercions les responsables des collections dont nous avons emprunté le matériel : MM. Besuchet (Genève), Cherix (Lausanne), Decelle (Bruxelles), Osella (Vérone), Poggi (Gênes) et Wittmer (Bâle). Nous remercions également nos collègues Buschinger, Cagniant, Collingwood, Debouge, Elmes, Espadaler, Gaspard, Lenoir, Peru et Plateaux, qui nous ont communiqué du matériel, leurs observations et leur avis sur diverses espèces, notre collègue Orousset qui nous a procuré de nombreux spécimens provenant de prélèvements de sol traités au Berlèse-Tullgren, ainsi que G. Hodebert qui a illustré l'espèce nouvelle et I. Foldi qui a effectué les micrographie au MEB.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Agosti, D., & C. A. Collingwood, 1987. — A provisional list of the Balkans ants (Hym. Formicidae) and a key to the worker caste. I. Synonymic List. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **60** : 51-62.

Agosti, D., & C. A. Collingwood, 1987*a*. — A provisional list of the Balkans ants (Hym. Formicidae) with a key to the worker caste. II. Key to the worker caste, including the European species without the Iberian. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **60** : 261-293.

André, Ern., 1881. — Formicidae. *In* : Éd. André, Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie. Beaune (Côte d'Or). **2** : 5-504.

Baroni-Urbani, C., 1968. — Uber die eigenartige Morphologie der männlichen Genitalien des Genus *Diplorhoptrum* Mayr und die taxonomischen schlussfolgerungen. *Z. Morph.Ökol. Tiere*, **63** : 63-74.

— 1968*a*. — Studi sulla mirmecofauna d'Italia — VII. L'isola di Montecristo. *Atti Soc. tosc. Sci. nat., Memorie*, (ser. B), **75** : 95-107.

— 1968*b*. — Studi sulla mirmecofauna d'Italia — VIII. L'isola di Giannutri ed alcuni scogli minori dell'arcipelago toscano. *Atti Soc. tosc. Sci. nat. Memorie*, (ser. B), **75** : 325-338.

— 1971. — Catalogo delle specie di Formicidae d'Italia. *Memorie Soc. ent. ital.*, **50** : 5-287.

Bernard, F., 1959. — Fourmis récoltées en Corse par J. Bonfils (1957). *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 1959 : 108-114.

— 1968. — Les Fourmis (Hymenoptera, Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen, 3, Masson & Cie, éd., Paris, 1-411.

— 1977. — Révision des *Diplorhoptrum* de France, Fourmis plus différenciées par leur écologie que par leurs formes. *Annls Soc. ent. Fr.*, **13** : 543-578.

Bolton, B., 1982. — Afrotropical species ot the myrmicine ant genera *Cardiocondyla, Leptothorax, Melissotarsus, Messor* and *Cataulacus* (Formicidae). *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Ent.), **45** (4) : 307-370.

— 1987. — A review of the *Solenopsis* genus-group and revision of Afrotropical *Monomorium* Mayr (Hymenoptera : Formicidae). *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Ent.), **54** (3) : 263-452.

Bolton, B., & C. A. Collingwood, 1975. — Hymenoptera, Formicidae. *Handbk Ident. Br. Insects*, **6** (3) : 1-33.

Bondroit, J., 1918. — Les Fourmis de France et de Belgique. *Annls Soc. ent. Fr.*, **87** : 1-174.

— 1918*a*. — Supplément aux Fourmis de France et de Belgique. *Annls Soc. ent. Fr.*, **87** : 299-305.

— 1919. — Notes diverses sur des Fourmis d'Europe. *Annls Soc. ent. Belg.*, **59** : 143-158.

BROWN, W. L., Jr., 1973. — A comparison of the Hylean and Congo-West african rain forest ant faunas. *In* : B. J. MEGGERS, E. S. AYENSU & W. D. DUCKWORTH, Eds, Tropical forest ecosystems in Africa and South America : A comparative review. Smithsonian Inst. Press, Washington : 161-185.

BUSCHINGER, A., 1985. — The *Epimyrma* species of Corsica. *Spixiana,* **8** (3) : 277-280.

CASEVITZ-WEULERSSE, J., 1974. — Premières données pour une étude écologique des fourmis de la Corse. *Bull. Écol.,* **6** (1) : 55-70.

— 1974*a*. — Fourmis récoltées en Corse et en Sardaigne. *Annls Soc. ent. Fr.*, N.S., **10** (3) : 611-621.

— 1986. — A propos de fourmis de la Corse. *Act. Coll. Insectes soc.,* **3** : 261-272.

COLLINGWOOD, C. A., 1963. — The *Lasius* (*Chthonolasius*) *umbratus* (Hym. Formicidae) Species complex in North Europe. *Entomologist,* **96** (1202) : 145-158.

— 1978. — A provisional list of Iberian Formicidae with a key to the worker caste (Hym. Aculeata). *Eos*, 1976, **52** : 65-95.

— 1979. — The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna ent. scand.,* **8** : 1-174, 268 figs.

COLLINGWOOD, C. A., & I. H. H. YARROW, 1969. — A survey of iberian Formicidae (Hymenoptera). *Eos,* **44** (1968) : 53-101.

DEBOUGE, M. H., & Ch. GASPARD, 1983. — Contribution à la faunistique des Fourmis de la Corse (Hymenoptera, Formicidae). *Bull. Annls Soc. r. ent. Belg.,* **119** : 202-221.

DU MERLE, P., 1978. — Les peuplements de fourmis et les peuplements d'acridiens du mont Ventoux. II. — Les peuplements de fourmis. *Terre Vie*, suppl. 1 : 161-217.

EMERY, C., 1870. — Studi mirmecologici. *Boll. Soc. ent. ital.,* **2** : 193-201.

— 1878. — Catalogo delle formiche esistenti nelle collezioni del Museo di Genova. Parte seconda. Formiche dell'Europa e delle regioni limitrofe in Africa e in Asia. *Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria,* **12** : 43-59.

— 1891. — Le formiche dell'ambra Siciliana nel museo mineralogico dell'universita di Bologna. *Memorie R. Accad. Sci. Ist., Bologna*, Cl. Sci. fis., **1** : 141-165.

— 1895. — Sopra alcune formiche della fauna mediterranea. *Memorie R. Accad. Sci. Ist. Bologna*, Cl. Sci. fis., **5** : 291-307.

— 1898. — Beitrage zur Kenntniss der palaearktischen Ameisen. *Oefvers. Finsk. Vet. Soc. Förh.,* **40** : 124-151.

— 1899. — Glanures myrmécologiques. *Bull. Soc. ent. Fr.,* **1899** (2) : 17-20.

— 1908. — Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarktischen Faunengebietes. III. Die mit *Aphaenogaster* verwandte Gattungengruppe. *Dt. ent. Z.*, Berlin, **6** : 305-338.

— 1909. — Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarktischen Faunengebietes. VIII. Ponerinae. *Dt. ent. Z.*, Berlin, **7** : 355-376.

— 1915. — Contributo alla conoscenza delle formiche delle isole italiane, descrizioni di forme mediterranee nuove o critiche. *Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria*, Genova, (ser. 3a), **46** : 244-270.

— 1916. — Fauna Entomologica Italiana 1 — Hymenoptera. — Formicidae. *Boll. Soc. ent. ital.*, 1915, **47** : 80-275.

— 1925. — Révision des espèces paléarctiques du genre *Tapinoma. Revue suisse Zool.*, Genève, **32** (2) : 45-64.

ESPADALER GELABERT, X., 1979. — Citas nuevas o interesantes de hormigas (Hym. Formicidae) para Espana. *Boln Asoc. esp. Entom.*, Salamanca, **3** : 95-101.

ESPADALER, X., 1981. — Una nueva hormiga de la Peninsula Ibérica (Hymenoptera, Formicidae). *Miscelánea zool.,* **5** : 77-81.

ESPADALER, X., L. PLATEAUX & J. CASEVITZ-WEULERSSE, 1984. — *Leptothorax melas*, n. sp. de Corse, Notes écologiques et biologiques (Hymenoptera, Formicidae). *Revue fr. Ent.*, N.S., **6** (3) : 123-132.

FABER, W., 1969. — Beiträge zur Kenntnis sozialparasitischer ameisen. 2. *Aporomyrmex ampeloni* nov. gen., nov. spec. (Hym. Formicidae), ein neuer permanenter Sozialparasit bei *Plagiolepis vindobonensis* Lomnicki aus Osterreich. *Pflanzenschutzberichte,* **39** (3-6) : 39-100.

FINZI, B., 1929. — Le forme italiane del genere *Messor* (Formicidae-Myrmicinae). *Boll. Soc. ent. ital.,* **61** (5-6) : 75-94.

FISCHER, K., 1987. — Karyotypuntersuchungen an selbstaändigen und sozialparasitischen Ameisen der Tribus Leptothoracini (Hymenoptera, Formicidae) im Hinblick auf ihre Verwandtschaftsbeziehungen. Thèse de Doctorat, Fachbereich Biologie der Technischen Hochschule, Darmstadt, 1-217.

FOREL, A., 1903. — Note sur les Fourmis du Musée zoologique de l'Académie Impériale des Sciences de St. Petersbourg. *Annu. Mus. zool. Sci. St Petersbourg,* **8** : 368-388.

— 1904. — Miscellanea myrmécologique. *Revue suisse Zool.,* **12** (1) : 1-52.

HARKNESS, R. D., & V. ISHAM, 1988. — Relations between nests of *Messor wasmanni* in Greece. *Insectes soc.,* **35** (1) : 1-18.

HOLLDOBLER, B., & E. O. WILSON, 1990. — The Ants. Springer Verl., Berlin, 732 p.

KRATOCHVIL, J., 1944. — Mravenci Mohelnské reservace. Rozbor taxonomicky, faunisticko-oekologicky, sociologicky a zoogeograficky. *Mohelno,* **6** : 9-102.

KRAUSSE, A., 1909. — Uber *Messor structor* Ltr. und einige andere Ameisen auf Sardinien. *Boll. Soc. ent. ital.,* **41** : 14-18.

KUTTER, H., 1971. — Taxonomische Studien an Schweizer Ameisen. *Mitt. schweiz. ent. Ges.,* **43** (3-4) : 258-271.

— 1977. — Hymenoptera, Formicidae. *Fauna Insect. Helv.,* **6** : 1-298.

MARTINEZ IBANEZ, D., & X. ESPADALER GELABERT, 1986. — Revision de las hormigas ibericas de la coleccion M. Medina y nuevos datos de distribucion (Hymenoptera, Formicidae). Actas de las VIII jornadas A e E, Sevilla : 1022-1034.

MENOZZI, C., 1921. — Formiche dei dintorni di Sambiase di Calabria. *Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici,* **15** : 25-32.

ONOYAMA, K., 1980. — An introduction to the ant fauna of Japan with a check list. *Kontyû,* **48** : 193-212.

PLATEAUX, L., 1959. — Sur l'hygropreferendum de *Leptothorax nylanderi* (Foerster) (Hyménoptères Myrmicidae). *Bull. Biol. Fr. Belg.,* **93** : 288-298.

— 1970. — Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). I — Morphologie et biologie comparées des castes. *Annls Sci. nat.,* Zool. 12e sér., **12** : 373-478.

— 1971. — Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). II — Activité des ouvrières et déterminisme des castes. *Annls Sci. nat.,* Zool. 12e sér., **13** : 1-90.

— 1978. — L'essaimage de quelques fourmis *Leptothorax* : rôle de l'éclairement et de divers autres facteurs. Effet sur l'isolement reproductif et la répartition géographique. *Annls Sci. nat.,* Zool. et Biologie animale, **20** : 130-192.

— 1984. — L'isolement reproductif chez les Fourmis *Leptothorax* (Hymenoptères, Myrmicidae). *Revue Fac. Sci. Tunis,* **4** : 215-234.

— 1987. — Reproductive isolation in ants of the genus *Leptothorax*, subgenus *Myrafant. In* : EDER & REMBOLD, Chemistry and Biology of Social Insects. Systematics. Verlag J. Peperny, München, 33-34.

SANTSCHI, F., 1921. — Notes sur les fourmis paléarctiques. I. Quelques fourmis du Nord de l'Afrique et des Canaries. *Boln R. Soc. esp. Hist. nat.,* **21** : 424-436.

— 1923. — *Messor* et autres fourmis paléarctiques. *Revue suisse Zool.,* N.S., **30** (12) : 317-336.

— 1923*a*. — Notes sur les fourmis paléarctiques. 4e note. *Boln. R. Soc. esp. Hist. nat.,* **23** : 133-137.

— 1925. — Fourmis d'Espagne et autres espèces paléarctiques (Hymenopt.). *Eos.,* **1** (4) : 339-360.

— 1931. — Notes sur le genre *Myrmica* (Latreille). *Revue suisse Zool.,* **38** (14) : 335-355.

— 1933. — Étude sur le sous-genre *Aphaenogaster* Mayr. *Revue suisse Zool.,* **40** (27) : 389-408.

— 1934. — Contribution aux *Solenopsis* paléarctiques. *Revue suisse Zool.*, **41** (36) : 565-592.

— 1937. — Contribution à l'étude des *Crematogaster* paléarctiques. *Mém. Soc. vaud. Sci. nat.*, (n° 38), **5** (7) : 295-317.

SCHEMBRI, S. P., & C. A. COLLINGWOOD, 1980-81. — A revision of the myrmecofauna of the Maltese islands (Hymenoptera, Formicidae). *Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria.*, **83** : 417-442.

SEIFFERT, B., 1983. — The taxonomical and ecological status of *Lasius myops* Forel (Hymenoptera, Formicidae) and first description of its males. *Abh. Ber. Naturk-Mus.-ForschStelle, Görlitz*, **57** (6) : 1-16.

— 1984. — A Method for Differentiation of the Female Castes of *Tapinoma ambiguum* Emery and *Tapinoma erraticum* (Latr.) and Remarks on Their Distribution in Europe North of the Mediterranean Region. *Faun. Abh. st. Mus. Tierk. Dresden*, **11** (11) : 151-155.

SMITH, M. R., 1950. — On the status of *Leptothorax* Mayr and some of its subgenera. *Psyche, Camb.*, **57** : 29-30.

STARCKE, A., 1936. — Retouches sur quelques fourmis d'Europe. I. *Plagiolepis xene* nov. sp. et *Pl. vindobonensis* Lomnicki. *Ent. Ber., Amst.*, **9** (212) : 277-279.

STITZ, H., 1939. — Hautflüger oder Hymenoptera I : Ameisen oder Formicidae. *In* : Die Tierwelt Deutschalands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. Jena, G. Fischer Verl., 1-428.

WILSON, E. O., 1955. — A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **113** (1) : 1-201.

YARROW, I. H. H., 1955. — The type species of the ant genus *Myrmica* Latreille. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (B), **24** (5-6) : 113-115.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, n° 2 : 443-453.

Contribution à la connaissance des fourmis marocaines *Aphaenogaster sicardi* n. sp. (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae)

par Henri CAGNIANT

Résumé. — *Aphaenogaster sicardi* n. sp. est décrite pour les trois castes. Cette nouvelle espèce marocaine est apparentée à *Aphaenogaster senilis* dont elle diffère surtout par la morphologie des mâles. Au niveau des reines et des ouvrières, les différences avec les diverses formes d'*A. senilis* apparaissent essentiellement par l'analyse biométrique. Sa situation géographique (J. Bou Iblane, Moyen Atlas oriental) suggère une spéciation par isolement géographique conformément à la théorie de Mayr.

Abstract. — *Aphaenogaster sicardi* n. sp. is described for the three castes. This new moroccan species is related to *Aphaenogaster senilis*, from which its differs clairly by the male morphology. Workers and queens mainly differ from the various morphs of *A. senilis* using biometrical analysis. Its geographical location (Jebel Bou Iblane, Eastern Middle Atlas in Morocco) suggests a speciation by isolation according to Mayr's theory.

H. CAGNIANT, *Laboratoire des Artigues, Entomologie, Université P. Sabatier, 31062 Toulouse cedex, France.*

Aphaenogaster sicardi n. sp.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : 30 ouvrières, 1 reine syntypes, Jebel Bou Iblane, 1 975 m, massif situé à 90 km à vol d'oiseau au sud-est de Fès et à 60 km au sud de Taza ; le 18-05-1987. 1 reine ailée et 20 mâles obtenus en élevage de la même colonie, juillet 1987. Des exemplaires de cette série sont déposés au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. — Ouvrières, reine et mâles d'une autre colonie, même localité. — Ouvrières d'une troisième colonie, pelouse du Bou Iblane, 2 100 m.

DERIVATIO NOMINIS : En hommage à mon collègue M. SICARD.

EXEMPLE DE RELEVÉ ÉCOLOGIQUE STATIONNEL : Cédraie du Bou Iblane, au-dessus du refuge de Taffert, 1 975 m. Étage humide à hiver froid. Forêt équienne à arbres rectilignes serrés et élevés (30-40 m), sur éboulis calcaires. Pente 30-40 % ; exposition N-NW. Sol humifère peu épais, sous-bois d'Épine-vinette d'Espagne, Chênes verts, quelques Ifs, Rosa et Crataegus ; strate herbacée claire à Graminées et Violettes. % d'ombrage : 60-80. Peu de dégradation anthropique. *A. sicardi* nidifie sous les pierres, en colonies peu profondes, dans les zones partiellement éclaircies (% d'ombrage 60-65). Fourmis par ordre d'abondance décroissante : *Leptothorax* (*Myrafant*) *spinosus* Forel (une colonie contenait l'esclavagiste *Epimyrma algeriana* Cagniant), *A. sicardi* n. sp., *Plagiolepis schmitzi barbara* Santschi, *Lasius alienus barbarus* Santschi, *Camponotus alii* Forel, *Camponotus lateralis* (Olivier). La myrmécocénose

est typiquement forestière mais la présence de *Plagiolepis* révèle un ensoleillement assez important.

Description des trois castes

L'ouvrière (fig. 1)

Longueur du corps : 5,1-8,1 mm. Noire en entier mis à part les tarses, les funicules antennaires et les mandibules, plus clairs. Pilosité argentée épaisse et dense, dressée à subdressée, longue de 0,10 à 0,15 mm sur le corps, de 0,08-0,16 mm sur les pattes et de 0,07 à 0,10 mm sur les scapes et les tarses ; les poils du bord externe du tibia III sont aussi longs que le diamètre de cet article.

Mandibules finement ridées, un peu luisantes. Scape relativement court par rapport à la largeur céphalique ; massue antennaire de 5 articles (groupe *senilis*) ; ceux de la base du funicule sont deux fois plus longs que larges. Tête, thorax-épinotum et pétioles ornés d'une réticulation de fond dense et ténue à laquelle se superposent de fines rides, longitudinales entre les arêtes frontales et sur les joues, transversales sur l'épinotum (où elles peuvent devenir assez fortes) ; au niveau des épaules, les rides prennent une disposition en mailles plus ou moins

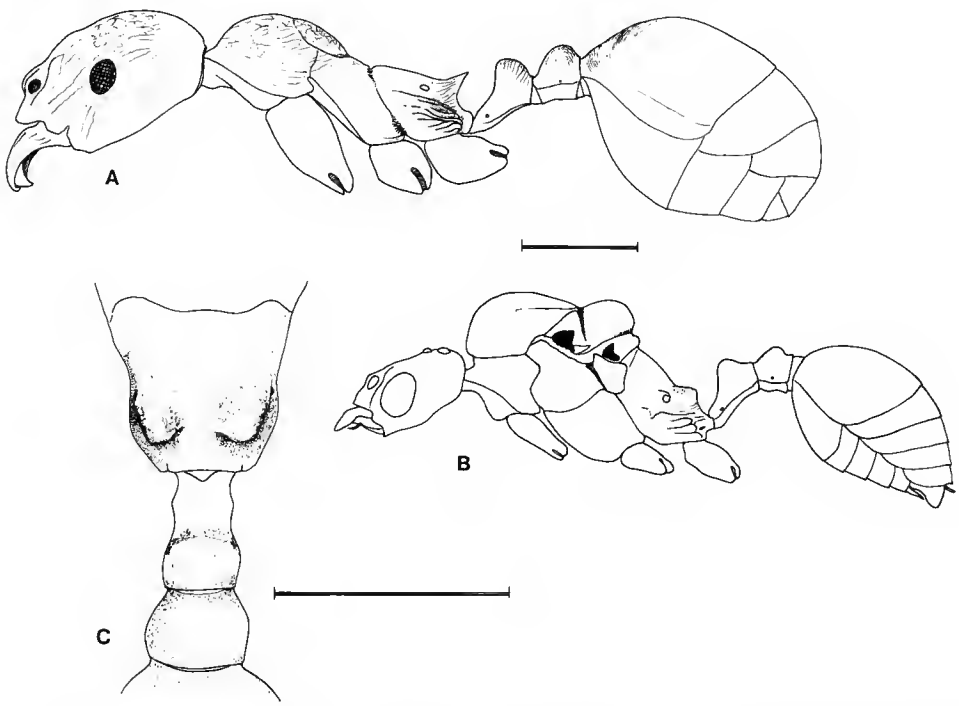


Fig. 1. — *Aphaenogaster sicardi* n. sp. : A, profil de l'ouvrière ; B, du mâle ; C, épinotum et pétioles du mâle, vue dorsale. Échelles = 1 mm.

hexagonales. Les côtés du pronotum portent quelques fines rides en long qui, sur l'épinotum, remontent latéralement jusque sur les épines. Celles-ci sont triangulaires, fortes mais cependant plus courtes que leur intervalle basal qui est largement concave.

Nœuds finement ridés en travers sur leur face postérieure. Celui du pétiole est largement arrondi tandis qu'au postpétiole la face antérieure est plus longue.

Gastre nettement strié sur le premier tergite; sur la majorité des individus, la disposition est la suivante (fig. 2) : douze à vingt stries transversales à la base; plus en arrière, les stries latérales s'incurvent sur chaque côté pour former une série concentrique tandis que celles de la zone médiane descendent transversalement. Chez certains individus, cette disposition devient plus ou moins dissymétrique et chez quelques autres (5/30), il y a davantage de stries qui apparaissent du côté gauche que du côté droit.

La reine (fig. 2)

Longueur du corps : 6,3-9,5 mm. Pilosité comme chez l'ouvrière et coloration identique sauf la tête qui est plus rougeâtre. Ornementation bien plus marquée avec les rides dominant et, par places, occultant la réticulation. Elles sont fortes entre les arêtes frontales et un peu plus faibles, en mailles, sur les joues et l'occiput. Tout l'alitronc, y compris les flancs, orné de rides longitudinales, plus ou moins sinueuses; les plus épaisses occupent le pro et l'épinotum. Les nœuds, en particulier le second, sont distinctement ridés.

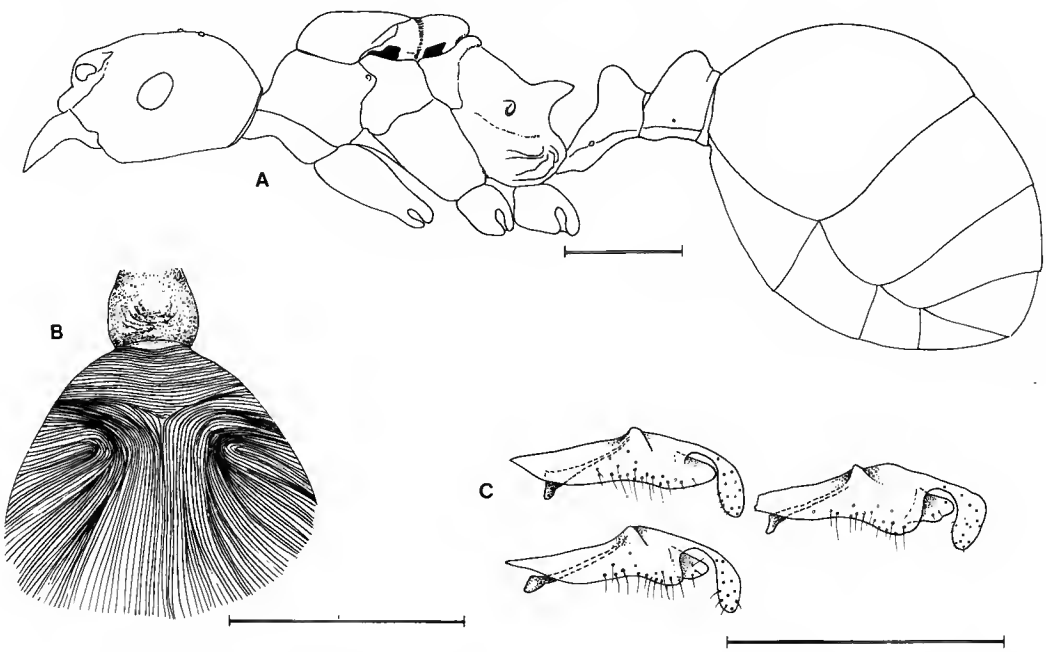


FIG. 2. — *Aphaenogaster sicardi* n. sp. : A, profil de la reine; B, disposition la plus fréquente de la striation sur le gastre des ouvrières; C, variation de la valve génitale moyenne chez trois mâles du Bou Iblane (colonie 1) Échelles A et B = 1 mm; C = 0,5 mm.

Thorax d'1/5 plus étroit que la tête mais carré aux épaules. L'épinotum tombe obliquement en courbe continue vers l'arrière, sans former d'angle au niveau des épines. Celles-ci sont fortes mais, comme chez l'ouvrière, elles restent plus courtes que leur intervalle basal, largement concave. Les nœuds sont épais, arrondis et le postpétiole est plus haut et plus large que long.

Gastre 2,2 fois plus large que le thorax chez la reine fécondée. Les stries concentriques autour de l'articulation du postpétiole s'étendent jusque sur la moitié du premier tergite tandis que, de chaque côté, d'autres se disposent pour former deux séries « en empreinte digitale » ; le bord postérieur est occupé par une série médiane.

Aile antérieure pas plus longue que la moitié du corps et inapte au vol.

Le mâle (fig. 1 et 2)

Longueur du corps : 4,6-6,0 mm. Noir en entier sauf les tarses, les bords masticateurs mandibulaires et le bout du dernier article de l'antenne. Avant-corps assez mat, gastre seul bien luisant. Pilosité argentée souple mais relativement épaisse, longue de 0,20-0,25 mm sur le corps, de 0,07 à 0,16 mm sur les pattes ; sur les tibias III, les poils des bords externes sont aussi longs que l'épaisseur de l'article.

Mandibules à peu près lisses. Tête entièrement réticulée, avec seulement quatre ou cinq ébauches de rides entre les carènes antennaires. Yeux et ocelles moyens. Aux antennes, le scape est pratiquement aussi long que les trois premiers articles funiculaires et ceux-ci en moyenne 2,7 fois plus longs qu'épais.

De profil, l'alitronc a un aspect ramassé et court. Le thorax proprement dit n'est que d'1/4 plus long que large et l'épinotum tombe brièvement en arrière, avec des épaississements médiaires en simples denticules, rectangulaires de profil ; vus de dessus, ils sont courts et carrés, séparés par un large intervalle non creusé en sillon. Pas de renflements métasternaux bien marqués. Tout l'alitronc apparaît réticulé mais l'ornementation devient plus espacée sur les flancs et sur l'épinotum dont la face dorsale tend à être presque lisse sur sa partie médiane ; pas de rides sauf quelques ébauches sur le scutellum et autour des stigmates épinotaux.

Nœuds simplement réticulés ; ils ont une forme épaisse ; celui du pétiole est relativement élevé et arrondi au sommet, celui du postpétiole est plus large et aussi haut que long. Gastre faiblement réticulé autour de l'articulation, le reste lisse. Aile comme 0,8 fois la longueur du corps, avec la nervation habituelle.

Genitalia : 8,8-0,9 mm, lame annulaire comprise, de couleur brun jaunâtre. Plaque sous-génitale, socii, valve externe et valve interne sans différence notable par rapport à *A. senilis*. La valve moyenne semble fortement varier d'un individu à l'autre tout en présentant quelques caractères spécifiques : le digitus plus ou moins courbé a une base toujours grêle et un apex en massue ; le cuspis en lobe arrondi ou triangulaire reste visible dans l'échancrure ; l'angle du calx, aigu ou émoussé, peut parfois s'atténuer jusqu'à presque disparaître ; le bord ventral porte une quinzaine de soies.

Position taxinomique et statut

Par sa morphologie, *A. sicardi* est étroitement apparenté à la supraspecies *A.* (*suprasp.*) *senilis*, largement répandue au Maroc et en Europe selon une distribution ibéro-insulaire ; les

populations d'Europe et des îles se rattachent à une forme relativement homogène (*A. senilis senilis*) tandis que celles du Maroc s'avèrent très variables (CAGNIANT *et al.*, à paraître). Quatre types d'arguments peuvent être invoqués pour justifier le statut de « bonne espèce » d'*A. sicardi.*

1. Caractères morphologiques des mâles

La distinction entre *A. sicardi* et *A.* (*suprasp.*) *senilis* est aisée au niveau des mâles ; citons en particulier :

— le scape, long comme les trois premiers articles du funicule chez *A. sicardi*, guère plus grand que les deux premiers chez *A.* (*suprasp.*) *senilis* ;

— la morphologie de l'alitronc, proportionnellement moins étroit chez les exemplaires marocains de *A.* (*suprasp.*) *senilis* (Longueur/largeur = 1,62-**2,009**-2,58) ; les épaississements médiaires y sont plus ou moins allongés en cornicules, jamais courts et carrés comme chez *A. sicardi.* La forme de la valve moyenne de ce dernier est également particulière, malgré la grande variabilité rencontré chez les *A.* (*suprasp.*) *senilis* marocains (CAGNIANT *et al.*, op. cit.).

2. Caractères biométriques et morphologiques des ouvrières et des reines

La distinction des femelles est moins évidente au premier coup d'œil ; nous avons donc eu recours à l'analyse en composantes principales. On sait que celle-ci permet de positionner les sujets (ou les groupes de sujets d'un même échantillon) les uns par rapport aux autres mais aussi, et c'est ce qui nous intéresse ici, d'évaluer la disposition des sujets par rapport aux variables (caractères quantitatifs mesurés) (FOUCART, 1982). Dès 1965, MAYR avait souligné l'intérêt des méthodes numériques dans l'évaluation des caractères, en particulier dans le cas de taxons apparentés ; les analyses multivariées sont aujourd'hui largement utilisées par les systématiciens et MARCUS et CORTI (1989) ont présenté une bibliographie des travaux théoriques et appliqués de référence.

Les divers échantillons de reines et d'ouvrières du Bou Iblane ont été analysés avec des échantillons représentatifs de *A.* (*suprasp.*) *senilis* d'Europe et du Maroc ; parmi ces derniers, ceux de Debdou (10) et du Tazekka (8 et 9) sont les plus proches géographiquement du Bou Iblane. Nous obtenons la liste suivante (les reines supplémentaires ont été obtenues en élevage) :

1 — Bou Iblane, série des syntypes : 30 ☿, 1 ♀ plus 1 ♀ ailée.
2 — Bou Iblane, Cédraie, autre colonie ; 30 ☿, 1 ♀.
3 — Bou Iblane, pelouse ; 30 ☿.
4 — Région de Banyuls (Pyrénées-Orientales, France), Chênaie liège ; 30 ☿, 6 ♀.
5 — *Idem*, maquis à Cistes ; 30 ☿, 2 ♀.
6 — Cagliari (Sardaigne), garrigue à Pins maritimes ; 22 ☿.
7 — Iglesias (Sardaigne), maquis à Chênes lièges ; 10 ☿, 1 ♀.
8 — Bab bou Idir (Tazekka, Moyen Atlas oriental, Maroc), Chênaie ; 30 ☿, 2 ♀.
9 — Jebel Tazekka, Cédraie ; 30 ☿, 5 ♀.
10 — Debdou (Moyen Atlas oriental de Taza), Chênaie verte ; 30 ☿, 1 ♀.

TABLEAU I. — *Aphaenogaster sicardi* n. sp. du Bou Iblane (Moyen Atlas oriental, Maroc). Mesures biométriques (en mm ; erreur = 0,01 mm) prises sur 30 ouvrières, 3 reines, 20 mâles. Pour chaque variable on indique le minimum, la moyenne (en caractères gras) avec son intervalle de confiance à 95 % et le maximum des valeurs observées.

MESURES	OUVRIÈRES	REINES	MÂLES
Longueur corps	5.17-**6.756** ± 0.338-8.08	8.33-**8.980**- — -9.54	4.67-**5.407** ± 0.212-6.00
Longueur tête	1.40-**1.640** ± 0.062-1.89	1.60-**1.697**- — -1.77	0.92-**1.017** ± 0.024-1.08
Largeur tête	1.04-**1.251** ± 0.063-1.56	1.34-**1.410**- — -1.46	0.71-**0.784** ± 0.022-0.85
Longueur scape	1.45-**1.685** ± 0.056-1.88	1.54-**1.603**- — -1.66	0.48-**0.527** ± 0.020-0.60
Grand diamètre œil	0.21-**0.268** ± 0.016-0.37	0.36-**0.363**- — -0.37	0.36-**0.384** ± 0.009-0.41
Diamètre ocelle antérieur	—	0.09 — 0.10	0.06-**0.078** ± 0.004-0.09
Longueur thorax-épinotum	1.92-**2.350** ± 0.104-2.80	2.66-**2.723**- — -2.78	2.06-**2.286** ± 0.066-2.47
Largeur thorax	0.67-**0.843** ± 0.043-1.06	1.15-**1.153**- — -1.16	0.84-**0.967** ± 0.037-1.08
Hauteur thorax	—	1.46-**1.526**- — -1.58	1.13-**1.303** ± 0.042-1.43
Longueur épine	0.26-**0.363** ± 0.027-0.49	0.46-**0.510**- — -0.58	—
Longueur pétiole	0.49-**0.618** ± 0.033-0.78	0.78-**0.873**- — -0.95	0.48-**0.559** ± 0.027-0.68
Largeur pétiole	0.22-**0.299** ± 0.024-0.40	0.48-**0.507**- — -0.53	0.28-**0.317** ± 0.014-0.38
Hauteur pétiole	0.32-**0.400** ± 0.021-0.49	0.61-**0.627**- — -0.65	0.31-**0.342** ± 0.012-0.39
Longueur postpétiole	0.35-**0.426** ± 0.023-0.53	0.63-**0.653**- — -0.68	0.28-**0.341** ± 0.017-0.38
Largeur postpétiole	0.29 **0.387** ± 0.029-0.54	0.73-**0.750**- — -0.77	0.35-**0.425** ± 0.017-0.48
Hauteur postpétiole	0.31-**0.401** ± 0.026-0.52	0.72-**0.736**- — -0.75	0.29-**0338** ± 0.014-0.39
Longueur tibia III	1.46-**1.802** ± 0.065-2.04	1.78-**1.807**- — -1.82	—
Longueur aile antérieure	—	**4.170**	4.00-**4.300** ± 0.090-4.54

TABLEAU II. — *Aphaenogaster sicardi* n. sp. Indices biométriques d'après les séries du tableau I. Chaque indice est présenté avec la valeur minimum, la moyenne (en caractères gras) et le maximum ; l'intervalle de confiance pour les rapports est indicatif. Pour les reines, les moyennes n'ont été établies que sur les trois individus disponibles.

MESURES	OUVRIÈRES	REINES	MÂLES
Longueur/largeur tête	1.21-**1.314** ± 0.019-1.37	1.19-**1.207**- — -1.21	1.26-**1.299** ± 0.013-1.37
Longueur scape/largeur tête	1.20-**1.352** ± 0.026-1.43	1.14-**1.146**- — -1.15	0.61-**0.673** ± 0.019-0.75
Diamètre œil/longueur tête	0.15-**0.163** ± 0.005-0.20	0.21-**0.216**- — -0.23	0.36-**0.378** ± 0.004-0.39
Indice des ocelles	—	3.30-**3.387**- — -3.33	2.78-**3.371** ± 0.154-4.29
Long. thorax-épi./larg. thorax	2.64-**2.793** ± 0.036-2.95	2.31-**2.360**- — -2.40	2.24-**2.368** ± 0.042-2.55
Long. thorax-épi./haut. thorax	—	1.76-**1.801**- — -1.82	1.66-**1.756** ± 0.027-1.90
Indice des épines	1.30-**1.538** ± 0.065-1.83	1.70-**1.789**- — -1.93	—
Longueur/largeur pétiole	1.78-**2.095** ± 0.087-2.50	1.63-**1.712**- — -1.79	1.52-**1.765** ± 0.064-2.07
Longueur/hauteur pétiole	1.43-**1.546** ± 0.041-1.73	1.28-**1.389**- — -1.46	1.47-**1.636** ± 0.057-1.88
Longueur/largeur postpétiole	1.00-**1.108** ± 0.034-1.28	0.86-**0.871**- — -0.88	0.70-**0.803** ± 0.024-0.89
Longueur/hauteur postpétiole	0.98-**1.066** ± 0.028-1.19	0.88-**0.887**- — -0.91	0.91-**1.008** ± 0.028-1.15
Larg. postpétiole/larg. pétiole	1.17-**1.302** ± 0.033-1.46	1.45-**1.490**- — -1.52	1.24-**1.342** ± 0.033-1.47

11 — Sidi Bettache (environs de Rabat, Maroc), Chênes lièges; 30 ☿, 1 ♀.
12 — Amira (forêt de la Mamora, Maroc), Chênes lièges; 30 ☿, 3 ♀.
13 — Azrou (Moyen Atlas de Fès, Maroc), Cédraie; 30 ☿, 4 ♀.
14 — Jebel Hebri (*idem*), Cédraie; 30 ☿, 6 ♀.
15 — Ifrane (*idem*), Chênes verts; 30 ☿, 4 ♀.
16 — Aït Amir (Atlas de Beni Mellal), Chênes verts; 30 ☿, 5 ♀.
17 — Koumch (*idem*), Chênes verts; 30 ☿, 6 ♀.
18 — *Aphaenogaster senilis* var. *disjuncta*, type des environs de Rabat; collection F. Santschi, Bâle, 1 ☿ (introduite dans l'analyse comme individu supplémentaire).
19 — *Idem*, 1 ☿ « cotype » d'Azrou, même collection (*idem*).
20 — *Aphaenogaster praenoda*, type de Rabat, même collection, 1 ☿ (*idem*).

Les exemplaires du Bou Iblane (*A. sicardi*) se positionnent d'une manière tout à fait excentrique par rapport aux autres échantillons (*A. (suprasp.) senilis*) (fig. 3). Au sein de ceux-ci, les formes marocaines (qui apparaissent proches de *A. senilis disjuncta*) tendent à se séparer des européennes (*A. senilis senilis*), les échantillons sardes étant plus « voisins » des marocains que ceux de France. *A. sicardi* se place davantage au voisinage de *A. senilis senilis* d'Europe que des autres populations marocaines. On notera la position très marginalisée de l'ouvrière de

Tableau III. — Valeurs de quelques indices et test de Kruskal-Wallis chez les ouvrières des trois groupes (groupe 1 : échantillons 4 à 7 d'Europe; groupe 2 : échantillons 9 à 17 du Maroc; groupe 3 : échantillons 1-3 du Bou Iblane; voir texte). Mêmes abréviations qu'à la figure 3.

Variables	Minimum	Moyenne	Maximum
	Groupe 1 (effectif : 92)		
Lte/lat	1.34	**1.397**	1.48
Lsc/lat	1.36	**1.480**	1.64
ind. épines	1.16	**1.420**	1.63
hpe/hpp	0.95	**1.069**	1.18
	Groupe 2 (effectif : 300)		
Lte/lat	1.19	**1.349**	1.47
Lsc/lat	1.29	**1.432**	1.63
ind. épines	1.02	**1.288**	1.59
hpe/hpp	0.97	**1.070**	1.18
	Groupe 3 (effectif : 90)		
Lte/lat	1.20	**1.315**	1.37
Lsc/lat	1.21	**1.358**	1.46
ind. épines	1.22	**1.563**	1.89
hpe/hpp	0.91	**1.005**	1.08
	Test de Kruskal-Wallis sur les rapports		
	Lte/lat	***	
	Lsc/lat	***	
	ind. épines	***	
	hpe/hpp	***	

A. praenoda et celle de l'échantillon de Debdou (10) qui tombe près des *senilis* européens. Une étude plus large des populations marocaines de *A.* (*suprasp.*) *senilis* sera présentée dans un travail ultérieur.

L'analyse discriminante avec une partition en trois groupes (échantillons d'Europe, du Maroc et du Bou Iblane) donne 98,3 % de « bien classés » dans le cas des ouvrières (bien que la qualité de la discrimination ait à souffrir de l'inégalité des groupes). On pourra comparer quelques indices aux tableaux III et IV.

Par rapport aux variables, les ouvrières de *A. sicardi* se caractérisent par des pétioles développés (les points représentatifs se projettent dans la direction des variables « hauteur du pétiole » et « hauteur du postpétiole ») et par des scapes plus courts (les points sont à l'opposé de la direction de « Longueur du scape »). L'axe 1 (non représenté) « transporte » 77,2 % de l'inertie ce qui signifie que l'essentiel de la variance est due aux fluctuations de taille. Les composantes supérieures, plus intéressantes, expriment des facteurs de formes. La longueur de la tête et la largeur thoracique sont peu informatives sur ce point car elles sont mal représentées sur le plan 2 et 3 (fig. 3).

On retrouve les mêmes caractères des pétioles et des scapes chez les reines qui présentent, en outre, un thorax étroit, bas et court. A la simple observation macroscopique, les ouvrières

TABLEAU IV. — Indices et test de Kruskal-Wallis sur les reines. Pour les valeurs chez *A. sicardi*, voir tableau II. Le groupe 2 a été augmenté de dix reines d'autres échantillons de Banyuls.

VARIABLES	MINIMUM	MOYENNE	MAXIMUM
	GROUPE 1 (effectif : 19)		
Lte/lat	1.23	**1.273**	1.30
Lsc/lat	1.21	**1.298**	1.35
Lwb/lth	2.14	**2.195**	2.26
Lwb/hth	1.65	**1.704**	1.77
ind. épines	1.58	**1.730**	2.11
Lpp/lpp	0.90	**0.971**	1.07
	GROUPE 2 (effectif : 37)		
Lte/lat	1.19	**1.263**	1.32
Lsc/lat	1.18	**1.270**	1.34
Lwb/lth	1.91	**2.146**	2.28
Lwb/hth	1.55	**1.633**	1.69
ind. épines	1.63	**1.824**	2.07
Lpp/lpp	0.87	**0.982**	1.12
	TEST DE KRUSKAL-WALLIS SUR LES RAPPORTS		
	Lte/lat	*	
	Lsc/lat	**	
	Lwb/lth	*	
	Lwb/hth	***	
	ind. épines	***	
	Lpp/lpp	***	

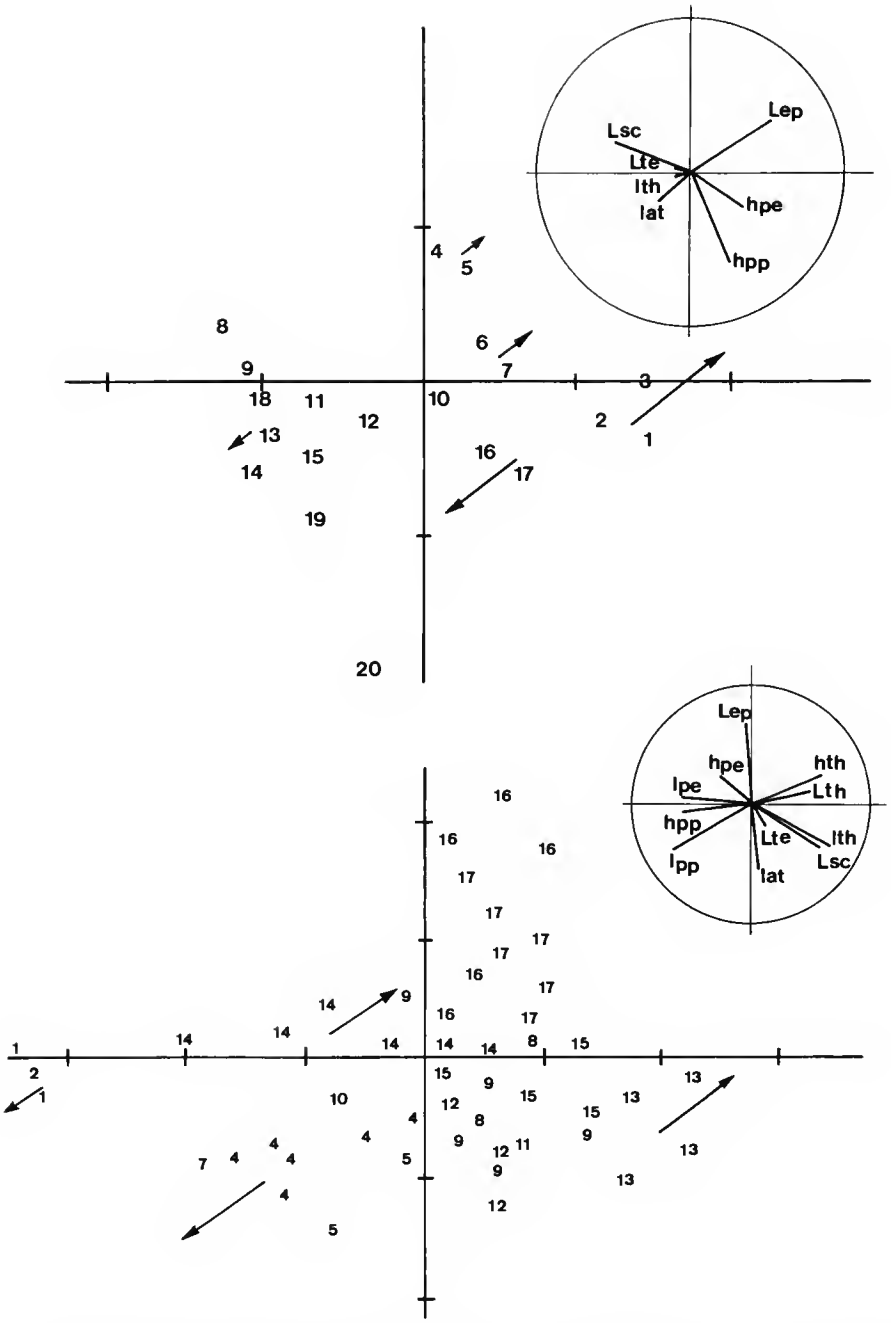


FIG. 3. — ACP sur les ouvrières (en haut) et les reines (en bas). Plan des composantes 2 (horizontale) et 3 (verticale). Une division = 1 unité CP. Les numéros correspondent aux barycentres des échantillons cités dans le texte pour les ouvrières et aux individus pour les reines. Ouvrières : 182 individus actifs et 3 supplémentaires. Contribution à l'inertie : axe 2 = 11,2 %; axe 3 = 5,3 %; axe 4 = 4,0 %. Reines : 46 I.A. Contribution : axe 2 = 19,0 %; axe 3 = 11,7 %; axe 4 = 8,5 %. Les flèches indiquent le positionnement des groupes de points selon l'axe 4.

Variables sur le cercle unité : Longueur et largeur de la tête (Lte, lat); longueur du scape (Lsc); longueur, largeur et hauteur du thorax-épinotum (Lwb, lth, hth); longueur des épines (Lep); largeur et hauteur du pétiole (lpe, hpe) et du postpétiole (lpp, hpp).

et reines de *A. sicardi* peuvent aussi être distinguées par leur pilosité plus dressée et plus épaisse et, chez les reines, par la forme carrée des épaules et la teinte rougeâtre de la tête. Les épines sont fortes, triangulaires chez les ouvrières, mais toujours plus courtes que leur intervalle qui est large et concave; chez les diverses formes de *A.* (*suprasp.*) *senilis*, les épines peuvent être longues mais elles sont alors plus grandes que leur intervalle basal qui est étroit, plan ou convexe; chez la plupart des populations marocaines (mises à part celles du Moyen Atlas méridional), les épines sont courtes et minces.

3. Recherche de l'isolement reproductif; expériences d'acceptation de partenaires sexuels entre colonies

Le principe de ce test (CAGNIANT, à paraître) consiste à former de petites sociétés avec une reine ailée sexuellement mûre et quelques ouvrières puis d'y introduire des mâles essaimants d'une autre colonie. On rejette l'hypothèse de l'hétérospécificité si les mâles sont acceptés dans la colonie de la reine, y demeurent vivants plusieurs jours auprès de celle-ci et, à fortiori, si une fécondation a lieu. Dans le cas d'espèces reconnues comme différentes, on a observé que les mâles étaient toujours (le test n'a été pratiqué qu'avec des *Aphaenogaster* s.s.) attaqués et tués; ce résultat (bien qu'à contrario) peut être retenu comme un argument en faveur d'espèces différentes. La reconnaissance spécifique des partenaires sexuels intervient nécessairement dans la mise en place de l'isolement reproductif; la place à accorder à ce concept fait l'objet de nombreuses discussions entre les biologistes (COYNE *et al.*, 1988; MASTERS et SPENCER, 1989).

Les expériences tentées ici avec des mâles de *A. senilis senilis* d'Europe ou des échantillons marocains de 10 et 17 et une colonie expérimentale constituée avec la jeune reine ailée et 20 ouvrières de la colonie 1 (colo ex1) n'ont donné que des résultats négatifs; tous les mâles ont été tués au bout d'un jour ou deux après leur introduction. De même, des mâles essaimants de 1 ou 2 (Bou Iblane) sont rapidement détruits si on les présente à des colonies de reines d'autres provenances. Au contraire, ceux de la colonie 2 ont été acceptés dans la colonie ex1; une semaine plus tard, l'examen de la spermathèque de la reine a confirmé sa fécondation.

4. Isolement géographique

Le Bou Iblane porte la Cédraie le plus orientale du Moyen Atlas marocain (PEYRE, 1979); le massif est isolé du reste de la chaîne par des vallées et des régions arides. *A. sicardi* n'est pour le moment connu d'aucune autre station et représenterait un isolat. Au Tizi-n-Tiskrine (Chênaie verte xérophile à Diss, 20 km au sud-est de Ribat al Khayr sur la route de Fès au Bou Iblane) on trouve encore *A. (suprasp.) senilis. Aphaenogaster sicardi* serait donc un bon exemple de la théorie de la spéciation par isolement géographique de MAYR (1974) selon laquelle les nouvelles espèces se forment à partir de petites populations isolées à la périphérie de l'aire de répartition de la forme parentale, en l'occurence une des formes marocaines de la supraspecies *Aphaenogaster (suprasp.) senilis.*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CAGNIANT, H. (à paraître). — Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. *Aphaenogaster miniata* n. sp. Description des trois castes, populations et justification de son statut de bonne espèce (Hym. Form.). *Nouv. Revue Ent.*, fig. 1-6, tabl. 1-3.

CAGNIANT, H., X. ESPADALER et P. COLOMBEL (à paraître). — Contribution à la connaissance des *Aphaenogaster* du Bassin méditerranéen occidental et du Maroc. Analyse multivariée de quelques populations d'*Aphaenogaster* (*suprasp. senilis*) *senilis* (Hym. Form.). *Vie-Milieu*,fig. 1-6, tabl. 1-2.

COYNE, J. A., H. A. ORR & D. J. FUTUYMA, 1988. — Do We Need a New Species Concept? *Syst. Zool.*, **37** : 190-200.

FOUCART, T., Analyse factorielle. Programmation sur micro-ordinateurs. Collection Méthode-Programmes. Paris, Masson éd., 445 p.

MARCUS, L. F., & M. CORTI, 1989. — Data analysis in systematics. 5th International Theriological Congress, Rome, 22-29 August 1989; 61 p.

MASTERS, J. C., & H. G. SPENCER, 1989. — Why We Need a New Genetic Species Concept. *Syst. Zool.*, **38** : 279.

MAYR, E., 1965. — Numerical phenetics and taxonomic theory. *Syst. Zool.*, **14** : 73-97.

— 1974. — Populations, espèces et évolution. Paris, Hermann éd., 496 p.

PEYRE, C., 1979. — Recherches sur l'étagement de la végétation dans le massif du Bou Iblane (Moyen Atlas oriental, Maroc). Thèse 3e cycle, Univ. Aix-Marseille III, 149 p.

SANTSCHI, F., 1933. — Étude sur le sous-genre *Aphaenogaster* Mayr. *Revue suisse Zool.*, **40** (27) : 389-408, 1 pl.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, n° 2 : 455-467.

Sur la présence de peuplements relictuels de *Carabus* dans le bassin Méditerranéen (Insecta, Coleoptera, Carabidae)

par Thierry DEUVE

Résumé. — Les sous-genres *Relictocarabus* Ledoux, 1984, et *Apoplesius* Deuve, 1990, appartiennent à des lignées relictuelles et méconnues du genre *Carabus* L., 1758, propres à quelques régions montagneuses du bassin Méditerranéen. Les quatre espèces concernées sont redécrites et rapprochées du sous-genre *Deroplectes* Reitter, 1895, endémique du Pamir. Des clés d'identification des sous-genres et des espèces sont données. L'holotype de *Carabus* (*Apoplesius*) *omphreodes* Reitter, 1898, a été étudié et provient réellement de la Turquie méridionale (Kurdistan). *C.* (*A.*) *pseudodepressus* Machard, 1988 est élevé au rang d'espèce.

Abstract. — The subgenera *Relictocarabus* Ledoux, 1984, and *Apoplesius* Deuve, 1990, are belonging to relictual and poorly known lineages in the genus *Carabus* L., 1758, with a restricted distribution in some mountanous areas of the Mediterranean Basin. The four relevant species are redescribed and compared with the genus *Deroplectes* Reitter, 1895, which is endemic from the Pamir Range. Identification keys are given for the subgenera and the species. The holotype of *Carabus* (*Apoplesius*) *omphreodes* Reitter, 1898, has been studied and has for all evidence been collected in Southern Turkey (Kurdistan). *C.* (*A.*) *pseudodepressus* Machard, 1988, is raised to the specific level.

Mots-clefs. — Insecta, Coleoptera, Carabidae, *Carabus*, taxonomie, Maroc, Turquie.

Th. DEUVE, *Laboratoire d'Entomologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 45, rue Buffon, F-75005 Paris.*

Le genre *Carabus* L., regroupant près d'un millier d'espèces réparties dans la zone holarctique, est parmi les mieux étudiés dans l'ordre des Coléoptères. Chaque année, plusieurs dizaines de publications lui sont consacrées et la systématique des groupes d'espèces et des espèces fait appel dans certains cas aux méthodes de génétique expérimentale. En Europe et dans le bassin Méditerranéen occidental, aucune espèce nouvelle n'avait été découverte depuis le XIXe siècle. La faune était considérée comme connue dans ses grandes lignes et les recherches ne portaient plus que sur la variation géographique, les modèles hypothétiques de spéciation, la phylogénie, l'anatomie comparée, la nomenclature.

Dans ce contexte, la découverte en 1982 par G. LEDOUX et G. MEURGUES d'une espèce nouvelle dans le Grand-Atlas marocain, nommée alors *Relictocarabus meurguesae* Ledoux, 1984, fut considérée comme un événement qui laissa incrédule plus d'un spécialiste. Malheureusement, ce taxon est connu seulement par un cadavre mutilé et désarticulé, trouvé sous une pierre, qu'il n'a pas été possible d'étudier de façon complète et de disséquer pour en préciser davantage la position phylogénétique. Des recherches réitérées sur le terrain ne

permirent pas de récolter d'autres spécimens, de sorte que pendant plusieurs années, l'identité de ce taxon est demeurée quelque peu énigmatique.

Aux caractères morphologiques très remarquables et insolites de l'espèce *Relictocarabus meurguesae* (nom changé en *Carabus* (*Relictocarabus*) *meurguesianus* Ledoux, 1990) s'ajoute son extrême rareté dans un pays où les prospections entomologiques ont été nombreuses et intensives depuis près d'un siècle. Sans nul doute, un mode de vie spécialisé est nécessaire à cet insecte hygrophile pour survivre dans des régions semi-arides.Le seul biotope connu ne mesure que quelques ares et est un reliquat des conditions écologiques qui prévalaient dans cette région il y a seulement quelques milliers d'années. L'espèce elle-même, bien que par certains aspects très spécialisée sur le plan morphologique, représenterait ainsi un témoin relictuel d'une faune méditerranéenne en voie de disparition et sans doute en grande partie déjà disparue.

Cette découverte surprenante peut être rapprochée de celles effectuées vers la même époque dans le Kurdistan turc. En juin 1985, un entomologiste chevronné, B. Lassalle, découvrait dans la vallée de l'Euphrate un unique spécimen d'une espèce nouvelle qu'il plaça dans le genre *Tribax* (Lassalle, 1986). Des recherches répétées au cours des années suivantes ne permirent pas de retrouver cette espèce, nommée *T. deuvei* Lassalle, au cours des années suivantes, et ceci bien que le biotope fût extrêmement réduit en superficie. En 1986, une autre espèce, décrite comme sous-espèce de la précédente sous le nom de *T. deuvei pseudodepressus* Machard, 1988, fut découverte sur la rive méridionale du lac de Van, dans une localité très restreinte où un deuxième spécimen fut récolté par B. Lassalle l'année suivante.

Ces deux dernières espèces du Kurdistan, *deuvei* et *pseudodepressus*, présentent des caractéristiques morphologiques qui les éloignent des véritables *Tribax*, mais elles auraient des affinités avec les *Deroplectes* du Pamir. Surtout, tant leur habitat que les conditions de leur découverte et que certains traits de leur morphologie les rapprochent de l'espèce du Grand-Atlas marocain.

Toutes les espèces citées vivent dans des biotopes relictuels humides situés en zone méditerranéenne sèche. L'objet de cette note est de rappeler ou de décrire leurs caractéristiques morphologiques. L'étude des spécimens-types des espèces du sous-genre voisin *Deroplectes* Reitter (= *Plesius* Semenov), décrites au siècle dernier et présumées provenir du Pamir, a montré que l'une d'entre elles, connue sous le nom de « *Deroplectes omphreodes* Reitter, 1898 », appartient au groupe de *C. pseudodepressus* et *C. deuvei* et provient en réalité du Kurdistan turc, près de la frontière syrienne, où elle n'a jamais été revue depuis la découverte du seul spécimen connu, conservé à l'Institut de Zoologie Taxonomique d'Amsterdam (Deuve, 1990*a*).

A l'instar de Lapouge (1931), Breuning (1932-1937), Kryjanovsky (1953), Deuve (1985, 1988), toutes ces espèces sont placées dans le genre *Carabus* L., pris dans son acception la plus large.

Clé d'identification des sous-genres

1. Bord antérieur du labre normalement incurvé (état plésiomorphe du caractère). Pamir .... (*Deroplectes* Reitter)

— Bord antérieur du labre non ou à peine incurvé : subrectiligne ou faiblement saillant 2

2. Dent médiane du mentum simple, fine et aiguë, rebordée, située dans le plan des lobes latéraux

et un peu plus courte que ceux-ci. Dent térébrale des mandibules saillante. Les yeux normaux quoique modérément saillants. Sculpture élytrale monoploïde homodyname; pas d'intervalle externe entre la série ombiliquée et la marge de l'élytre; la base de l'élytre sans rebord saillant. Pleures thoraciques lisses. Mandibules démesurément longues et effilées, la dent basale des rétinacles plus longue que la dent apicale. Coloris noir, les marges du pronotum et des élytres avec une discrète teinte violacée. Le mâle inconnu. Maroc..... *Relictocarabus* Ledoux

— Dent médiane du mentum épaissie, faisant saillie ventralement hors du plan des lobes latéraux, de même longueur ou un peu plus longue que ceux-ci. Dent térébrale des mandibules effacée. Les yeux réduits, toutefois plus longs que les tempes. Sculpture élytrale triploïde homodyname; un intervalle externe convexe, large et saillant, parfois divisé par une ligne de points, entre la série ombiliquée et la marge de l'élytre; la base de l'élytre avec un remarquable rebord saillant soudé au scutellum. Pleures thoraciques fortement ponctués. Mandibules longues, la dent basale des rétinacles plus courte que la dent apicale. Coloris noir-mica luisant, les marges concolores. Articles moyens des antennes des mâles avec une échancrure ventrale. Kurdistan..... *Apoplesius* Deuve

I. Le sous-genre **RELICTOCARABUS** Ledoux

Relictocarabus Ledoux, 1984, *Entomologiste*, Paris, 40 (3) : 105.

Espèce-type : *R. meurguesae* Ledoux, 1984 (*Carabus meurguesianus* Ledoux) (par monotypie).

Sous-genre remarquable par de nombreux caractères. En particulier la sculpture élytrale de type monoploïde, sans trace d'éléments tertiaires; les mandibules exceptionnellement longues et fines, les dents des rétinacles acuminées; le labre relativement long comparé au clypéus, à bord antérieur très peu incurvé.

Une seule espèce est connue, du Grand-Atlas marocain.

Carabus (Relictocarabus) meurguesianus Ledoux
(Fig. 1 et 5)

Relictocarabus meurguesae Ledoux, 1984, *Entomologiste*, Paris, 40 (3) : 106.
Carabus (*Relictocarabus*) *meurguesianus* Ledoux, 1990, *Nouv. Revue Ent.*, n.s.

Matériel étudié : Une femelle, holotype, Maroc, Grand-Atlas (G. Ledoux et G. Meurgues leg., mai 1982), *in* coll. G. Ledoux.

Longueur : 23,5 mm. Largeur : 7,0 mm. Noir concolore modérément luisant, une discrète teinte violacée sur les marges latérales des élytres et du pronotum. Les appendices noirs. Espèce allongée et étroite, déprimée, remarquable au premier coup d'œil à sa sculpture élytrale monoploïde et à la longueur de ses mandibules.

Tête moyenne, assez étroite, le front et le vertex lisses, ni ridés ni ponctués, modérément convexes. Les fossettes frontales marquées mais étroites, longilignes, interrompues en arrière peu avant le niveau du milieu des orbites. Les yeux peu saillants mais grands, normalement développés. Clypéus bisétulé, le sillon clypéo-frontal peu visible. Labre à bord antérieur non ou à peine incurvé. Mandibules exceptionnellement longues et effilées pour le genre *Carabus*, la

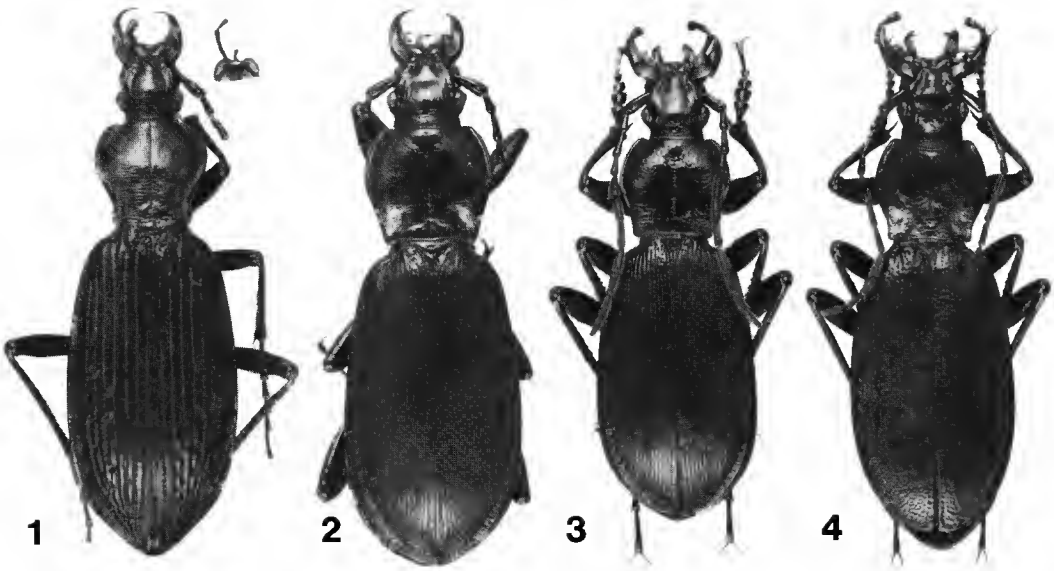


FIG. 1 à 4. — Habitus des quatre espèces connues des sous-genres *Relictocarabus* Ledoux et *Apoplesius* Deuve : 1, *C.* (*R.*) *meurguesianus* Ledoux, holotype femelle du Grand-Atlas; 2, *C.* (*A.*) *omphreodes* Reitter, holotype mâle de Mardin; 3, *C.* (*A.*) *pseudodepressus* Machard, topotype mâle de Resadiye; 4, *C.* (*A.*) *deuvei* Lassalle, holotype femelle de Pülümür.

dent térébrale fortement développée tant à gauche qu'à droite, les rétinacles bifides à dents fines et aiguës, la dent basale plus longue que la dent apicale (fig. 5). Palpes incomplets sur l'holotype, non étudiables. Mentum plan, imponctué, le bord antérieur rebordé, la dent médiane simple, fine et aiguë, un peu plus courte que les lobes latéraux. Antennes à scape très long, le 2e article très allongé, presque aussi long que le 3e.

Pronotum non vraiment transverse, 1,05 fois plus large que long, la plus grande largeur au tiers antérieur, la base étroite, les côtés très distinctement sinués en arrière avant les angles postérieurs qui sont étroitement lobés, aigus mais émoussés. Disque subplan, faiblement ridulé, les fossettes basales marquées mais superficielles, assez grossièrement ponctuées. Le sillon médian distinct, les gouttières et les rebords latéraux à peine marqués; une soie marginale médiane; pas de soie basale.

Élytres longs, la plus grande largeur après le milieu, les épaules étroites, peu saillantes mais marquées, arrondies. La base de l'élytre sans rebord saillant. Sculpture de type monoploïde homodyname : huit interstries convexes bien visibles entre la suture et la région marginale, le 1er interstrie plus étroit que les suivants, les interstries primaires interrompus en chaînons dans la moitié apicale de l'élytre. La striole juxtascutellaire discernable, au moins quatre fois plus longue que le scutellum. Toutes les stries ponctuées. Sommet de l'élytre sans sinuosité ni échancrure latérale. La terminaison de l'épipleure simple et régulière.

Pleures thoraciques lisses, imponctués. Les pattes fines mais courtes comparativement à la longueur du corps. Ventrites abdominaux sillonnés, le sillon brusquement interrompu avant d'atteindre l'extrémité latérale. Marge des ventrites lisse ou à peine ponctuée.

AFFINITÉS

En l'absence de spécimens complets et de la possibilité d'étudier les genitalia, il est difficile d'affirmer de façon définitive la position phylogénétique de cette espèce. Cependant, ses caractéristiques morphologiques sont *a priori* celles des sous-genres *Deroplectes* et *Apoplesius*. En particulier, le développement des mandibules et des fossettes frontales de la capsule céphalique sont typiques de cette lignée de Carabes. Parmi les *Deroplectes*, c'est l'espèce *C.* (*D.*) *hissarianus* Semenov qui montre le plus de ressemblances avec *C.* (*R.*) *meurguesianus*, tandis que la sculpture élytrale, caractérisée par une disparition des interstries tertiaires, n'est pas sans rappeler à cet égard celle de *C.* (*D.*) *staudingeri* Ganglbauer.

Ceci dit, les relations phylogénétiques qui relient ce groupe des *Deroplectes* (sous-genres *Deroplectes, Imaibius, Apoplesius, Relictocarabus*) à d'autres sous-genres comme *Macrothorax* Desmarest ou *Procrustes* Bonelli, ne sont pas clarifiées et nécessiteront des études complémentaires. On peut noter, en particulier, que la morphologie des rétinacles mandibulaires (fig. 5) rapproche *C. meurguesianus* des *Macrothorax* géographiquement voisins.

II. Le sous-genre **APOPLESIUS** Deuve

Carabus subgen. *Apoplesius* Deuve, 1990, *Bull. Soc. Sci. Nat*, (66) : 25.

ESPÈCE-TYPE : *R. omphreodes* Reitter (par désignation originale).

Sous-genre présentant plusieurs caractères exceptionnels dans le genre *Carabus* : les dents térébrales des mandibules sont effacées; le bord antérieur du labre n'est pas incurvé mais rectiligne ou même saillant; les yeux sont réduits; la base de l'élytre est fortement marquée par un rebord saillant; la marge élytrale montre un ou deux intervalles sculpturaux supplémentaires entre la série ombiliquée et la bordure latérale.

Les espèces, toutes du Kurdistan turc, peuvent être distinguées de la façon suivante :

1. Striole juxtascutellaire de l'élytre courte, seulement deux fois plus longue que le scutellum. 2e article des antennes plus court que le 4e. Rétinacle mandibulaire gauche plus large que long. Pronotum plus grand. Ongles tarsaux moyens. 3e intervalle primaire des élytres continu, nullement interrompu par des fovéoles. Édéage (fig. 9). Longueur du mâle : 24 mm. *omphreodes* Reitter

— Striole juxtascutellaire longue, quatre ou cinq fois plus longue que le scutellum, atteignant le quart basal de l'élytre. 2e article des antennes plus long que le 4e. Rétinacle mandibulaire gauche plus long que large. Pronotum plus petit. 3e intervalle primaire interrompu ou non. Ongles moyens ou longs. Longueur : 19-21 mm 2

2. Bordures latérales du pronotum étroites mais bien marquées; les angles basaux largement arrondis. Bord antérieur du labre avec une saillie médiane. Les yeux, assez saillants, deux fois plus longs que les tempes. Les antennes un peu plus courtes. 3e intervalle primaire des élytres continu, non interrompu par des fovéoles. Ongles tarsaux longs. Édéage (fig. 10). *pseudodepressus* Machard

— Bordures latérales du pronotum épaisses et mal individualisées; les angles basaux aigus mais émoussés. Bord antérieur du labre sans saillie médiane. Les yeux peu saillants, davantage réduits, à peine plus longs que les tempes. Les antennes un peu plus longues. 4e intervalle primaire interrompu en chaînons par de discrets fovéoles. Ongles tarsaux moyens ..... *deuvei* Lassalle

Carabus (Apoplesius) omphreodes Reitter
(Fig. 2, 6 et 9)

Carabus (*Paraplesius*) *omphreodes* Reitter, 1898, *Dt. ent. Z.*, 2 : 337.
Carabus (*Plesius*) *omphreodes* (= *hissarianus* Semenov?) Breuning, 1937, *Bestimm.-Tab. eur. Coleopt.*, 110 : 1436.
Plesius omphreodes Beheim et Breuning, 1943, *Mitt. münch. ent. Ges.*, 33 : 20.
Carabus (*Plesius*) *omphreodes* Mandl, 1955, *Ent. Arb. Mus. Georg Frey*, 6 : 331.
Carabus (*Apoplesius*) *omphreodes* Deuve, 1990, *Nouv. Revue Ent.*, n.s., 7 : 90.
Carabus (*Apoplesius*) *omphreodes* Deuve, 1990, *Bull. Soc. Sci. Nat*, (66) : 25.

Matériel étudié : Un mâle, holotype, Turquie, Mardin (ex. coll. Staudinger et Bang-Haas).

Longueur : 24 mm. Largeur : 7,0 mm. Noir-mica concolore, luisant, Les appendices noirs.

Tête moyenne, les yeux réduits, un peu plus longs que les tempes et à peine plus convexes. Vertex avec quelques rides transversales, le front lisse, modérément convexe mais marqué par une dépression transversale. Les fossettes frontales très profondes juste en arrière du sillon clypéo-frontal, puis superficielles, effacées à hauteur du bord antérieur de l'orbite. Le sillon clypéo-frontal peu visible, subrectiligne. Clypéus sétulé avec, sur le seul exemplaire connu de l'espèce, une soie à droite et deux soies à gauche. Labre à bord antérieur marqué par une protubérance médiane faisant faiblement saillie. Mandibules longues et étroites, falciformes, les dents térébrales peu visibles (brisées à droite), les rétinacles très dissymétriques, la dent antérieure deux fois plus longue que la dent postérieure; le rétinacle gauche large (fig. 6). Palpes à dernier article modérément dilaté; l'avant-dernier article maxillaire de même longueur que le dernier; l'avant-dernier labial dichète. Mentum subplan, la base du tiers médian déprimée, les tiers externes lisses, nullement ponctués. La dent médiane large et épaisse, affaissée dans un plan oblique, à peine plus longue que les lobes latéraux, ceux-ci rebordés, à angle obtus et émoussé. Submentum achète, subplan, rétréci en arrière « en triangle » jusqu'à la gula, celle-ci étroite. *Genae* à peine ridées. Antennes brisées à partir des 5e et 6e articles sur le seul exemplaire connu. Le scape assez long et élargi vers l'apex; le pédicelle seulement deux fois plus long que large, plus court que le 4e article, celui-ci à extrémité apicale faiblement pubescente. Le 5e article du mâle avec une nette échancrure ventrale.

Pronotum un peu allongé, 1,11 fois plus large que long, la plus grande largeur avant le milieu, puis rétréci en arrière, les côtés à peine subsinués avant les angles postérieurs qui sont faiblement lobés, émoussés, mais nullement dirigés vers l'extérieur. Disque déprimé, faiblement « craquelé », lisse, non ponctué. Les fossettes basales distinctes mais superficielles. Le sillon médian marqué, n'atteignant pas à ses extrémités les marges antérieure et postérieure.

Élytres modérément déprimés, davantage rétrécis en avant qu'en arrière, la plus grande largeur au tiers postérieur (♂), les épaules marquées mais étroites, arrondies. Base de l'élytre rebordée, la striole juxtascutellaire distincte mais courte, seulement deux fois plus longue que le scutellum. Sculpture non saillante, parfaitement homodyname, composée de quinze intervalles semblables situés entre la suture et la série ombiliquée, non interrompus ni tégulés, lisses, peu saillants, séparés par des stries fines mais ponctuées. Striole juxtascutellaire plus de quatre fois plus longue que le scutellum, atteignant le quart antérieur de l'élytre. Gouttière

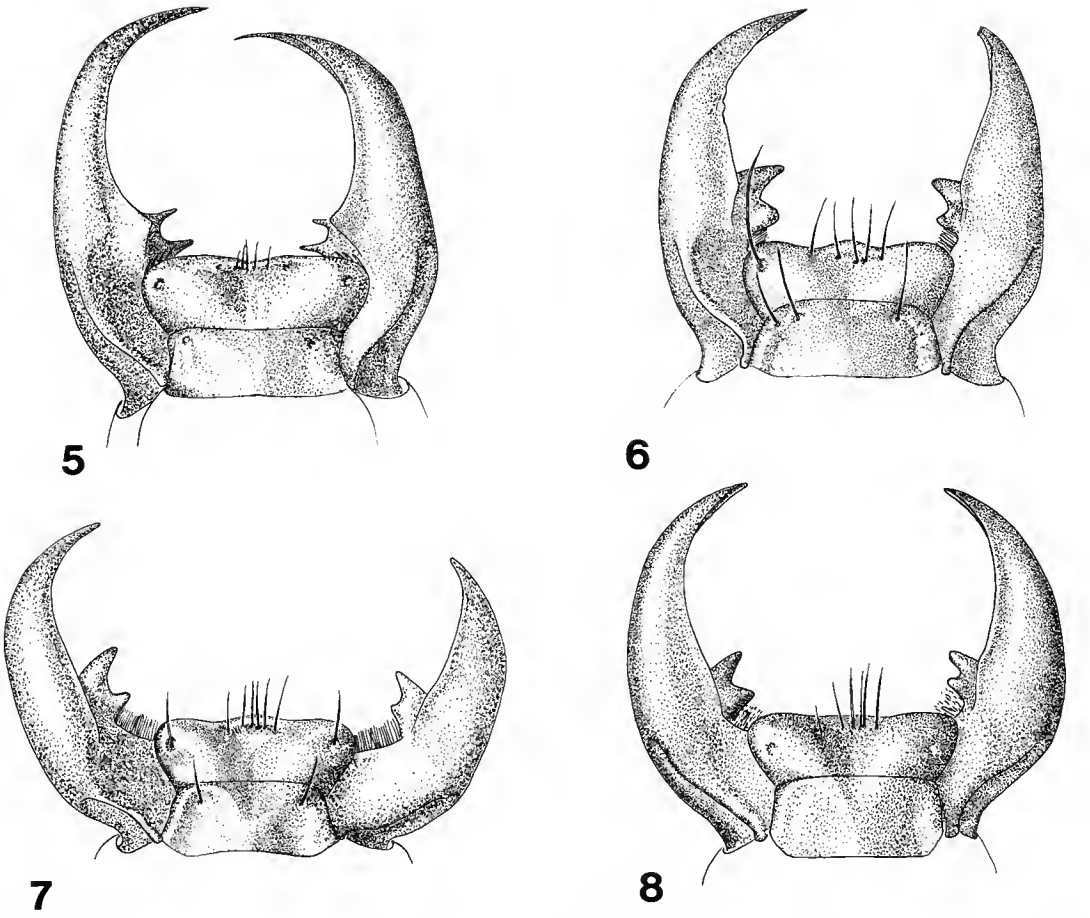


FIG. 5 à 8. — Clypéus, labre et mandibules en vue dorsale : 5, *Carabus* (*Relictocarabus*) *meurguesianus* Ledoux ; 6, *C.* (*Apoplesius*) *omphreodes* Reitter ; 7, *C.* (*A.*) *pseudodepressus* Machard ; 8, *C.* (*A.*) *deuvei* Lassalle.

marginale assez étroite, concave dans son tiers antérieur, puis convexe en arrière, un ou deux intervalles alors situés entre la marge et la série ombiliquée. Sommet de l'élytre ni échancré ni sinué. Terminaison de l'épipleure régulièrement amenuisée.

Prosternum et apophyse intercoxale lisses, avec seulement quelques très fines ridules transversales. Pleures thoraciques avec une ponctuation peu dense mais assez forte. Pattes plutôt courtes, les métatibias et métatarses de même longueur, les griffes moyennes.

Ventrites abdominaux sillonnés, le sillon brusquement interrompu avant d'atteindre l'extrémité latérale. Marges des ventrites ponctuées.

Édéage (fig. 9), la lame apicale modérément incurvée. Endophallus proche de celui de l'espèce suivante ; le lobe ostial et la sclérification basale rudimentaires.

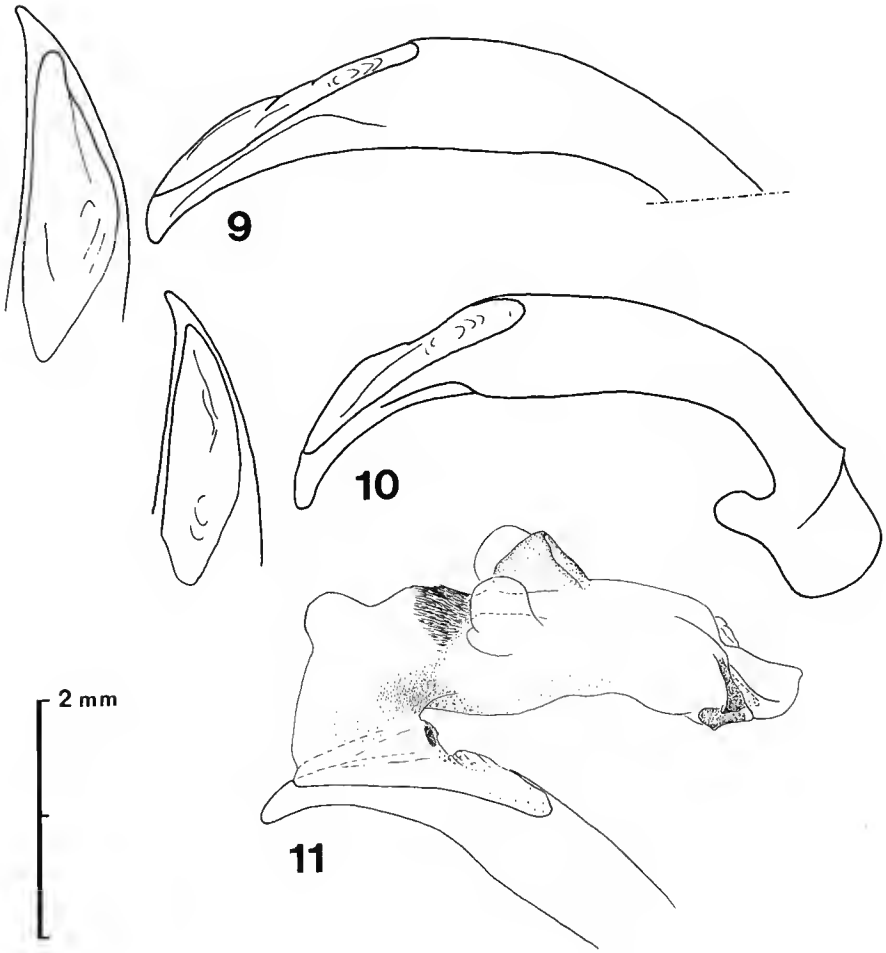


FIG. 9 à 11. — Édéages des mâles : 9, *Carabus* (*Apoplesius*) *omphreodes* Reitter, face latérale et face frontale de l'apex ; 10, *C.* (*A.*) *pseudodepressus* Machard, *idem* ; 11, *C.* (*A.*) *pseudodepressus* Machard, sommet de l'édéage et endophallus dévaginé en extension.

Carabus (Apoplesius) pseudodepressus Machard (bona species)
(Fig. 3, 7 et 11)

Carabus (*Tribax*) *deuvei pseudodepressus* Machard, 1988, *Entomologiste*, Paris, 44 (1) : 33.
Tribax deuvei pseudodepressus Lassalle, 1990, *Bull. Soc. Sci. nat.*, (63), (1989) : 2.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : Un mâle, Turquie, Bitlis, rive sud du lac de Van, Resadiye (B. LASSALLE leg., 1988) (l'holotype de l'espèce, une femelle de la même localité de provenance, m'est connu par une bonne photographie envoyée par P. MACHARD à B. LASSALLE).

Longueur : 19-21 mm. Largeur : 6,5 mm. Noir-mica profond, luisant. Appendices noirs. Espèce étroite et allongée, assez déprimée.

Tête moyenne, les yeux réduits, toutefois assez saillants et près de deux fois plus longs que les tempes, plus convexes que celles-ci. La zone collaire non ponctuée mais ridée, le vertex et le front lisses, modérément convexes, le front subplan dans sa moitié antérieure. Fossettes frontales marquées mais effacées en arrière, estompées avant la hauteur du bord antérieur de l'orbite. Sillon clypéo-frontal peu distinct. Clypéus bisétulé. Labre transverse, plus large que la base du clypéus, le bord antérieur avec une protubérance médiane saillante. Mandibules longues et étroites, falciformes, à extrémité acuminée. Les dents térébrales effacées ; le rétinacle gauche plus large que le droit, la dent antérieure deux fois plus longue que la dent postérieure (fig. 7). Palpes à dernier article modérément dilaté : l'avant-dernier article maxillaire de même longueur que le dernier ; l'avant-dernier labial dichète. Une soie à la base du *stipes*. Mentum asétulé, les tiers latéraux faiblement ponctués, la dent médiane large et massive, à peine un peu plus longue que les lobes latéraux, affaissée dans un plan oblique. Submentum achète, subplan, rétréci en arrière « en triangle » jusqu'à la gula, celle-ci étroite. *Genae* et gulamentum avec de nettes rides perpendiculaires aux sutures. Antennes moyennes, atteignant à peine chez la femelle et dépassant chez le mâle le tiers antérieur des élytres, dépassant en arrière de 4,5 articles la base du pronotum. Scapes longs, le pédicelle à peine plus long que le 4e article, l'extrémité de celui-ci pubescente ; les articles 5 à 8 du mâle avec une échancrure lisse sur leur face ventrale.

Pronotum transverse, 1,16 fois plus large que long, davantage rétréci en arrière qu'en avant, la plus grande largeur peu avant le milieu, puis les côtés distinctement sinués avant les angles postérieurs qui sont faiblement lobés, plus larges que longs, à extrémité arrondie, nullement affaissés ni saillants vers l'extérieur. Disque peu convexe, subplan, faiblement « craquelé », lisse, seulement ponctué dans les régions latéro-basales. Fossettes à peine perceptibles. Sillon médian marqué, atteignant en arrière la marge postérieure. Les marges latérales étroites, finement rebordées.

Élytres en ovale long, peu convexes, déprimés, la plus grande largeur après le tiers postérieur (♂).Épaules étroites et arrondies, peu saillantes. La base de l'élytre marquée par un rebordement délimité par un profond sillon transversal. Sculpture régulière, peu saillante, parfaitement homodyname, avec quinze intervalles identiques entre la suture et la série ombiliquée, lisses, ni interrompus ni tégulés, séparés par des stries fines mais ponctuées. Gouttière marginale creusée seulement dans le tiers antérieur de l'élytre, au contraire convexe en arrière, avec la présence d'un ou deux intervalles externes supplémentaires entre la série ombiliquée et la marge. Sommet de l'élytre ni sinué ni échancré. La terminaison de l'épipleure régulièrement amenuisée.

Prosternum et apophyse intercoxale lisses, quelques ridules peu perceptibles. Pleures thoraciques avec une ponctuation éparse. Pattes moyennes assez fines, les métatibias et métatarses de même longueur. Griffes tarsales remarquablement longues.

Ventrites abdominaux sillonnés, le sillon brusquement interrompu avant d'atteindre l'extrémité latérale. Marges des ventrites ponctuées.

Édéage (fig. 10), la lame apicale nettement incurvée et régulièrement amincie. Endophallus (fig. 11) avec deux lobes latéraux en « oreillettes » ; une sclérification basale rudimentaire ; le lobe ostial peu développé, unilobé.

Carabus (Apoplesius) deuvei Lassalle
(Fig. 4 et 8)

Tribax deuvei Lassalle, 1986, *Nouv. Revue Ent.*, n.s., 3 (1) : 36.
Carabus (*Tribax*) *deuvei deuvei* Machard, 1988, *Entomologiste*, Paris, 44 (1) : 33.
Tribax deuvei deuvei Lassalle, 1990, *Bull. Soc. Sci. nat.*, (63), (1989) : 2.

MATÉRIEL EXAMINÉ : Une femelle, holotype, Turquie, province de Tunceli, Pülümür, 1 600 m (B. LASSALLE leg., 5 juin 1985).

Longueur : 21 mm. Largeur : 6,5 mm. Entièrement d'un noir-mica profond, luisant. Appendices noirs. Espèce étroite et allongée, très déprimée.

Tête moyenne, les yeux réduits, à peine plus longs que les tempes et un peu plus convexes. La zone collaire assez grossièrement ponctuée, le front et le vertex presque lisses, avec quelques fortes rides isolées, peu convexes. Fossettes frontales marquées, longilignes et courbes, prolongées en arrière jusqu'à la hauteur du milieu de l'orbite. Sillon clypéo-frontal visible, subrectiligne. Clypéus asétulé. Labre transverse, plus large que la base du clypéus, le bord antérieur à peine incurvé, subrectiligne, sa partie médiane non franchement saillante. Mandibules longues et étroites, falciformes à extrémité apicale acuminée, la dent térébrale droite à peine marquée, la dent gauche effacée ; le rétinacle droit dissymétrique, la dent antérieure plus longue et plus aiguë que la dent postérieure, le rétinacle gauche seulement un peu plus large que le droit, plus faiblement dissymétrique (fig. 8). Palpes à dernier article modérément dilaté : l'avant-dernier article maxillaire à peine plus court que le suivant ; l'avant-dernier alabial dichète. Maxilles avec seulement une soie à la base du *stipes*. Mentum asétulé, à tiers médian lisse et convexe, les tiers externes plans et ponctués ; la dent médiane large et épaisse, affaissée dans un plan oblique, à peine plus longue que les lobes latéraux, ceux-ci rebordés, à angle obtus et émoussé. Submentum achète, subplan, rétréci en arrière « en triangle » jusqu'à la gula, celle-ci étroite. *Genae* avec quelques rides obliques dans leur partie antérieure, perpendiculaires aux lignes de suture du gulamentum. Antennes longues chez la femelle, atteignant en arrière le milieu des élytres et dépassant de près de cinq articles la base du pronotum. Scapes longs et élargis vers l'apex, le pédicelle allongé, trois fois plus long que large, un peu plus long que le 4e article, le 3e article avec peu de soies coronaires, l'extrémité apicale du 4e article faiblement pubescente. Articles moyens et distaux simples chez la femelle, sans échancrure ventrale.

Pronotum transverse, 1,25 fois plus large que long, à peine davantage rétréci en arrière qu'en avant, la plus grande largeur vers le milieu, puis les côtés fortement sinués en arrière avant les angles postérieurs qui sont à peine lobés, aigus mais émoussés, un peu saillants vers l'extérieur. Disque très déprimé, faiblement « craquelé », lisse, avec une ponctuation éparse dans le tiers postérieur, surtout près des angles latéraux. Fossettes basales à peine perceptibles. Sillon médian marqué. Rebords marginaux mal individualisés.

Élytres très déprimés, subplans, en ovale long, à peine davantage rétrécis en avant qu'en arrière, la plus grande largeur après le milieu (♀). Épaules étroites et effacées. La base de l'élytre marquée par un rebordement délimité par un profond sillon transversal. Sculpture non

saillante, marquée par quinze intervalles identiques, continus et lisses, non tégulés, séparés par des stries fines mais ponctuées. Seul le 3e intervalle primaire interrompu en tronçons par de discrets fovéoles. La 1re strie, ou striole juxtascutellaire, cinq fois plus longue que le scutellum, interrompue au quart basal de l'élytre, de sorte que les deux premiers intervalles sont ensuite confondus en un intervalle sutural unique, pas plus large que les suivants. Gouttière marginale creusée seulement au tiers antérieur de l'élytre, puis au contraire bombée, la marge latérale finement rebordée. Sommet de l'élytre sans sinuosité ni échancrure latéro-apicale. Terminaison de l'épipleure régulièrement amenuisée.

Prosternum et apophyse intercoxale lisses. Pleures thoraciques avec une ponctuation peu dense mais forte. Pattes longues et fines, métatibias et métatarses de même longueur. Griffes tarsales de longueur moyenne.

Ventrites abdominaux sillonnés, le sillon brusquement interrompu avant d'atteindre l'extrémité latérale. Marges des ventrites ponctuées.

Affinités du sous-genre *Apoplesius*

Les caractéristiques morphologiques des trois espèces du sous-genre *Apoplesius* les rapprochent du sous-genre *Deroplectes* Reitter, endémique des montagnes du Pamir. En particulier, l'édéage du mâle de *C. pseudodepressus*, avec sa lame apicale régulière et son échancrure latérale, est semblable dans sa forme générale à celui des *Deroplectes* et des *Imaibius* voisins du Nord-Pakistan. Les caractères particuliers aux *Apoplesius* : labre à bord antérieur non incurvé, saillant, dents térébrales effacées, yeux réduits, dent du mentum épaissie et affaissée, articles antennaires des mâles échancrés, base des élytres rebordée, coloris noir-mica luisant, etc., sont tous des autapomorphies qui font de ce groupe un rameau spécialisé et assurément holophylétique. Il est remarquable que l'un des caractères les plus insolites de ce groupe d'espèces — la présence d'interstries surnuméraires entre la série ombiliquée et la marge élytrale — se retrouve chez l'espèce du Pamir *Carabus* (*Deroplectes*) *hissarianus* Semenov, confirmant la proximité phylogénétique des deux sous-genres. *C. hissarianus* est aussi l'espèce du sous-genre *Deroplectes* qui présente le plus de ressemblances morphologiques avec le Carabe marocain *C.* (*Relictocarabus*) *meurguesianus*.

CONCLUSION

Tandis que la quasi-totalité des espèces du genre *Carabus* dans le bassin Méditerranéen sont connues des spécialistes par des dizaines, des centaines, voire des dizaines de milliers de spécimens provenant de populations bien connues et à effectifs élevés, les quatre espèces dont il a été question sont chacune représentée par un individu unique ou au plus par deux exemplaires dans le cas de *C. pseudodepressus*. La présence de ces espèces dans des biotopes humides mais dans des régions où dominent les formations xérophytiques incite à penser qu'il s'agit de populations relictuelles maintenues dans des conditions-limites imposées par les derniers changements du climat.

Les affinités phylogénétiques entre les sous-genres *Relictocarabus* et *Apoplesius* devront être confirmées par l'étude d'autres spécimens de *Relictocarabus meurguesianus* et de leurs genitalia, de même que devront être précisés leurs rapports avec des sous-genres voisins tel *Macrothorax* Desmarest. Tout du moins, une similarité de nombreux caractères morphologiques, et en particulier les exceptionnels allongement et aplatissement dorso-ventral des imagos, laisse supposer un mode de vie très proche, dans des conditions écologiques comparables. Ces espèces vivent dans des ravines, mais peut-être sont-elles aussi « clapicoles » au sens de DE MIRÉ (1985), c'est-à-dire habiteraient les clapiers, milieu écologique très particulier dont les spécificités ont été récemment mises en évidence. Liée à l'aplatissement du corps, la réduction oculaire des *Apoplesius* suggère un habitat diurne enterré, sans doute sous des pierres volumineuses qui maintiennent un taux hygrométrique suffisamment élevé durant les heures de forte insolation.

Il est en tout cas remarquable que ces espèces montrent des caractères morphologiques opposés à ceux que l'on observe chez les représentants du genre *Carabus* qui affrontent directement l'aridité de l'air, c'est-à-dire diminution de la surface relative d'évapo-transpiration par accentuation de la convexité générale du corps (rapport volume/surface) et par renforcement de la sclérification tégumentaire et des soudures élytrales. Chez les *Relictocarabus* et *Apoplesius*, l'aplatissement dorso-ventral et la sclérification modérée ou même faible indiquent au contraire un mode adaptatif différent. La longueur et l'étroitesse des mandibules sont selon toute vraisemblance liées à un régime alimentaire mallacophage.

Si faune relictuelle il y a, il serait souhaitable d'en circonscrire les limites géographiques. La rareté et l'exceptionnelle localisation de ces insectes laissent augurer les découvertes prochaines d'autres espèces. Les zones d'altitude du Maroc et de l'Algérie seraient à prospecter de façon intensive, mais aussi le sud et le sud-est de l'Anatolie. Les faunes iranienne et afghane sont mal connues mais l'existence d'espèces du sous-genre *Apoplesius* y est probable. Sans doute des éléments de transition avec les *Deroplectes* du Pamir y permettront-ils de mieux préciser les liens phylogénétiques qui unissent ces groupes d'espèces.

Remerciements

Pour la communication des holotypes de leurs collections, je tiens à remercier mes amis MM. Bernard LASSALLE et Georges LEDOUX, qui par leurs récoltes ont beaucoup fait avancer nos connaissances sur ces espèces méconnues de *Carabus*. Le Dr. BEN BRUGGE, de l'Institut de Zoologie Taxonomique d'Amsterdam, voudra bien trouver ici l'expression de ma reconnaissance pour le prêt de l'holotype de *C. omphreodes*. M. Jacques BOUDINOT, enfin, est l'auteur amical des quatre clichés photographiques de l'illustration.

RÉFÉRENCES

BEHEIM, D., et S. VON BREUNING, 1943. — Neubeschreibungen von Caraboidea u. Revisionen an den v. Breuning'schen Monographien von *Carabus, Calosoma* und *Ceroglossus* (Kol.). *Mitt. münch. ent. Ges.*, **33** : 1-25.

BREUNING, S. VON, 1932-1937. — Monographie der Gattung *Carabus* L. *Bestimm.-Tab. eur. Coleopt.*, E. Reitter (éd.), Troppau, 104-110 : 1610 pp., 41 pl.

DEUVE, Th., 1985. — Liste descriptive des Carabes du sous-genre *Imaibius* Bates. *Miscnea ent.*, **50**, (1984) : 109-129.

— 1988. — Les Carabes des sous-genres *Trachycarabus* Reitter et *Meganebrius* Kraatz dans l'Himalaya Central et Oriental (Coleoptera, Carabidae). *Ent. basiliensia,* **12** : 115-146.

— 1990*a*. — Note sur les *Deroplectes* du Pamir (Coleoptera, Carabidae). *Nouv. Revue Ent.*, n.s., **7** (1) :89-95

— 1990*b*. — Nouveaux *Carabus* d'Asie. *Bull. Soc. Sci. Nat*, (66) : 25-28.

KRYJANOVSKY, O. L., 1953. — Les Carabiques du genre *Carabus* en Asie Centrale. Faune d'U.R.S.S. Institut Zoologique de l'Académie des Sciences (éd.), Moscou, 134 p. 110 fig. (*en russe)*.

LAPOUGE, G. DE, 1931. — Coleoptera Adephaga fam. Carabidae sub-fam. Carabinae. *Genera Insect.*, **192**c : 581-747.

LASSALLE, B., 1986. — Description d'une nouvelle espèce de *Tribax* (Col. Carabidae). *Nouv. Revue Ent.*, n.s., **3** (1) : 36.

— 1990. — Carabes d'Anatolie. *Bull. Soc. Sci. nat.*, (63), (1989) : 2-3.

LEDOUX, G., 1984. — Éléments de description d'un Carabe marocain. Espèce et genre nouveaux. *Entomologiste*, Paris, **40** (3) : 105-108.

— 1990. — Note homonymique dans le genre *Carabus* (Coleoptera, Carabidae). *Nouv. Revue Ent.*, n.s., **6** (4) : 368.

MACHARD, P., 1988. — Faune carabologique de Turquie. Description d'une race nouvelle du Kurdistan. Compléments des descriptions de deux autres races (Col. Carabidae). *Entomologiste,* Paris, **44** (1) : 33-34.

MANDL, K., 1955. — Die Cicindelen, Caraben u. Calosomen (Col.) der Afghanistan-Expedition 1951 und 1952 J. Klapperichs. *Ent. Arb. Mus. Georg Frey,* **6** : 317-333.

MIRÉ, Ph. BRUNEAU DE, 1985. — Un remarquable milieu refuge : les clapiers. *Entomologiste*, Paris, **41** (2) : 85-87.

REITTER, E., 1895. — Eine Serie neuer *Carabus*-Arten aus Asien. *Wien. ent. Ztg,* **14** : 104-110.

— 1898. — Neue Coleopteren aus Europa und den angrenzenden Ländern. *Dt. ent. Z.,* **2** : 337-368.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section A, n° 2 : 469-487.

Établissement du genre *Garthiope* gen. nov., ses relations avec le genre *Coralliope* Guinot, 1967, et leurs affinités avec les Trapeziidae *sensu lato* (Crustacea Decapoda Brachyura)

par Danièle Guinot

Résumé. — Un genre nouveau, *Garthiope* gen. nov., est créé pour recevoir trois petites espèces des côtes américaines auparavant attribuées au genre *Micropanope* Stimpson, 1871, à savoir : *M. spinipes* A. Milne Edwards, 1880, qui devient l'espèce-type de *Garthiope*; *M. barbadensis* (Rathbun, 1921); et *M. fraseri* Garth, 1946. Comme le genre *Coralliope* Guinot, 1967, le genre *Garthiope*, qui appartient à la superfamille des Xanthoidea, paraît avoir plus d'affinités avec les Trapeziidae *sensu lato* qu'avec les Xanthidae. Une espèce anchialine des îles Galapagos, décrite comme nouvelle dans un prochain article, doit venir enrichir le genre *Garthiope*.

Abstract. — A new genus, *Garthiope* gen. nov., is established to accomodate three very small American species hitherto attributed to the genus *Micropanope* Stimpson, 1871, i. e. *M. spinipes* A. Milne Edwards, 1880, which becomes the type-species of *Garthiope*; *M. barbadensis* (Rathbun, 1921); and *M. fraseri* Garth, 1946. As the genus *Coralliope* Guinot, 1967, the genus *Garthiope*, which belongs to the Xanthoidea, seems to have more affinities with the Trapeziidae *sensu lato* than with the Xanthidae. A new species inhabiting a marine lava tube cave in the Galapagos Islands, described in a following paper, should be included in the genus *Garthiope*.

Mots-clefs — Brachyura, *Micropanope*, Xanthidae, Trapeziidae, Galapagos, faune anchialine, commensalisme.

D. Guinot, *Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05, France.*

Introduction

Nous établissons le genre *Garthiope* gen. nov. pour trois petites espèces américaines actuellement attribuées au genre *Micropanope* Stimpson, 1871, à savoir : *Micropanope spinipes* A. Milne Edwards, 1880; *M. barbadensis* (Rathbun, 1921); *M. fraseri* Garth, 1946.

Appartient également au genre *Garthiope* gen. nov. une espèce anchialine, récemment découverte aux Galapagos sur l'île Isabela (ou île Albermarle) dans la Cueva de la Cadena : elle fait l'objet d'une courte note dans le prochain numéro du *Bulletin* (*cf.* Guinot et Iliffe, *sous presse*).

En 1967 (p. 345-374), nous avons démembré le genre *Micropanope* Stimpson, 1871, réceptacle hétérogène d'une vingtaine d'espèces, pour la plupart américaines et ouest-

africaines, toutes de petite taille, récifales, littorales ou bathyales. Le genre *Micropanope* sensu stricto a été restreint à son espèce-type, *M. sculptipes* Stimpson, 1871, et aux espèces étroitement apparentées à celle-ci. Pour un certain nombre d'espèces ex- *Micropanope*, des genres nouveaux ont été créés, notamment *Gonopanope, Coralliope, Nanocassiope, Microcassiope*. Un certain nombre d'autres petites espèces sont restées sans attribution générique en raison des difficultés que posent plusieurs formes de taille réduite et à pattes allongées. Des incertitudes sont encore liées à *Micropanope* et à ses anciens membres, avec de nombreux cas non résolus. Quelques espèces américaines ont été, depuis, décrites dans le genre *Micropanope* s. l., notamment par Garth (1986); il conviendra que leur position taxonomique soit revue dans le cadre d'une étude détaillée.

En 1967, dans l'article précédemment cité (*ibid.* : 355) puis ultérieurement (1971 : 1076), nous avions regroupé, à part, trois espèces ex- *Micropanope* : *M. spinipes, M. fraseri, M. barbadensis*, car elles nous paraissaient « constituer une unité générique particulière »; nous n'avions pas donné de nom à cette dernière. Aujourd'hui cette catégorie générique reçoit l'appellation de *Garthiope* gen. nov.

GARTHIOPE gen. nov.

Étymologie. — Genre dédié à notre éminent collègue J. S. Garth. Genre : féminin.

Espèce-type. — *Micropanope spinipes* A. Milne Edwards, 1880.

Espèces incluses. — *Garthiope spinipes* (A. Milne Edwards, 1880); *G. barbadensis* (Rathbun, 1921); *G. fraseri* (Garth, 1946); et une espèce anchialine des Galapagos décrite dans un prochain article (*cf.* Guinot et Iliffe, *sous presse*).

Description

Carapace assez large, plate ou peu bombée, avec les régions indiquées dans la moitié antérieure mais faiblement. Bord antéro-latéral avec trois dents principales spiniformes, la première d'entre elles étant plus ou moins spinifère; la 2e de ces dents représentée par une seule spinule (*G. spinipes*) ou par un complexe de spinules qui se confondent avec les spinules sous-hépatiques (*G. barbadensis, G. fraseri*); la dernière étant la plus étroite. A l'angle exorbitaire, pas de dent marquée sauf, parfois, par un ensemble de petites spinules. Front élargi, visible dorsalement, formé de deux lobes convexes ou obliques, séparés par une encoche médiane, et avec des lobes latéraux marqués (*G. fraseri*) ou obsolètes (*G. spinipes, G. barbadensis*); encoches latérales représentées par un angle droit.

Bord supra-orbitaire découpé par deux nettes échancrures (néanmoins peu visibles chez *G. barbadensis*).

Pour les régions antennulaire et antennaire : *cf.* fig. 1. Région sous-hépatique spinuleuse : une seule spinule principale chez *G. spinipes*, plusieurs spinules développées chez *G. barbadensis* et *G. fraseri*. Deux encoches latérales sur le bord antérieur du cadre buccal; un espace entre le

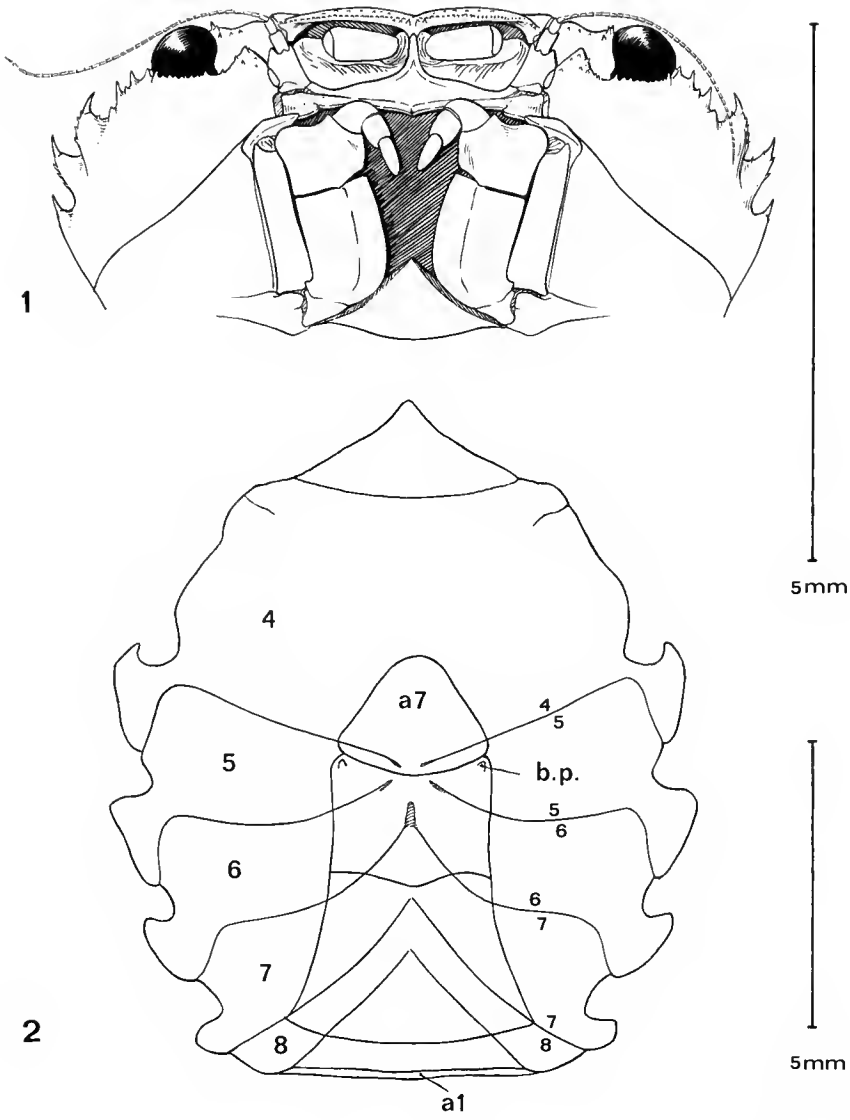


FIG. 1, 2. — Région fronto-orbitaire, face ventrale (1) et plastron sternal (2) de *Garthiope fraseri* (Garth). 1, paratype, ♂ 6,3 × 9 mm, Galapagos, Barrington Island, « Velero III », st. 811-38 (MP-B20914); 2, paratype, ♂ 6,6 × 9,2 mm, Galapagos, Hood Island, « Velero III », st. 358-35 (AHF). (Les dessins du plastron sternal et de l'abdomen, y compris les sutures sternales cachées par l'abdomen, ont été volontairement exécutés en traits pleins pour montrer plus clairement la position relative des diverses parties.)

a1, a7, premier et dernier segment abdominal; b. p., bouton de l'appareil bouton-pression; 4-8, sternites thoraciques 7 à 8; 4/5 — 7/8, sutures sternales thoraciques 4/5 à 7/8.

bord antérieur des Mxp3 et le bord du cadre buccal. Crêtes endostomiennes seulement postérieures. Lacinie des Mxp1 confinée à la moitié externe de l'endostome et située très postérieurement.

Plastron sternal (fig. 2) relativement peu élargi, avec les bords latéro-externes subparallèles (sauf au niveau de l'écusson antérieur). Sutures sternales 4/5 et 5/6 interrompues sur une très faible distance et avec leurs extrémités rapprochées et confluentes; suture sternale 6/7 paraissant continue mais remontant beaucoup vers les précédentes; suture 7/8 suivant à peu près le même tracé que la suture 6/7.

Bouton du système d'accrochage de l'abdomen au plastron situé vers le tiers antérieur du sternite 5, donc peu éloigné de la suture 4/5.

Abdomen mâle avec les segments 3 à 5 soudés (fig. 2).

Pléopodes (fig. 3-5) : Pl1 paraissant subdroit *in situ* mais en réalité incurvé dorso-ventralement, d'où un appendice recourbé lorsqu'il est mis à plat et dessiné. Partie subdistale épaissie et élargie, avec des spinules cornées, plus étalées à cet endroit. Apex bien délimité sous forme d'un lobe foliacé, ovalaire ou tronqué à son extrémité, spinuleux sur son pourtour; à l'intérieur, une pointe spinuleuse parfois visible (fig. 4A, 5B).

Pl2 court, avec un pédoncule très grêle terminé par un flagelle un peu effilé.

Chélipèdes avec hétérochélie et hétérodontie accentuées (pl. II) : grande pince massive, avec des doigts épais, faiblement dentés et béant très légèrement; petite pince grêle et avec des doigts allongés, denticulés, jointifs et se croisant à l'extrémité. Noir des doigts ne s'étendant pas sur la main. Pattes ambulatoires étroites et assez allongées, avec le bord supérieur du mérus spinuleux; des spinules également sur le carpe et le propode.

Clef des espèces de *Garthiope* gen. nov.

A1 — Après l'angle exorbitaire, une spinule à laquelle font suite les trois principales dents antéro-latérales spiniformes.

B1 — Grand chélipède de l'adulte avec la surface externe comptètement lisse sauf une mince bande de quelques granules vers le bord supéro-proximal ..... *G. spinipes* (A. Milne Edwards)

B2 — Grand chélipède de l'adulte avec une ornementation dans une large moitié supéro-proximale ..... *G. barbadensis* (Rathbun)

A2 — Après l'angle exorbitaire, plusieurs spinules alignées auxquelles font suite les trois principales dents antéro-latérales, spiniformes et spinifères ..... *G. fraseri* (Garth)

Garthiope spinipes (A. Milne Edwards, 1880)

(Fig. 3A, B; pl. I, A, B; pl. II, A)

Micropanope spinipes A. Milne Edwards, 1880*a* : 326, pl. 54, fig. 3-3c (Brésil : Abrolhos).
Micropanope spinipes; A. Milne Edwards, 1880*b* : 14 (cit.).
Micropanope spinipes (?); Miers, 1886 : XX, 130 (Bahia).
Micropanope spinipes; A. Milne Edwards et Bouvier, 1923 : 323 (cit.).
Pilumnus spinipes; Rathbun, 1898 : 264 (clef); Verrill, 1900 : 577 (Bermudes; pas la localité « Cuba »); 1908 : 361, fig. 20, pl. 27 [non 26], fig. 1 (Bermudes).
Pilumnus andrewsii Rathbun, 1898 : 264 (clef), 266, pl. 5, fig. 2 (Bahamas).

Micropanope spinipes; RATHBUN, 1930 : 443, fig. 71, pl. 81, fig. 1, 2 (Floride, Curaçao, Brésil : Alagoas); BOONE, 1930 : 137, pl. 44, fig. A (Cuba); COELHO et RAMOS, 1972 : 192 (Brésil); L. H. PEQUEGNAT et RAY, 1974 : 233, 238, fig. 18-22 (au large du Texas : West Flower Garden Bank); L. H. PEQUEGNAT, 1975 : 49 (liste).
Coralliope spinipes; COELHO, 1974 : 41, 43, 45; Annexe II : 5 (Brésil).
Micropanope spinipes; POWERS, 1977 : 99 (liste); RODRIGUEZ, 1980 : 363 (cit.); ABELE et KIM, 1986 : 58 (cit.), 609 (clef), 624, 625, fig. f (d'après RATHBUN, 1930).
[*Micropanope*] *spinipes*; GUINOT, 1967 : 355 (cit.); 1971 : 1076 (cit.).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Florida, Tortugas, Bird Key Reef, from *Porites* heads, W. L. SCHMITT coll., 3-7-1922, et leg., M. J. RATHBUN det. *Micropanope spinipes* : 1 ♂ 6 × 9 mm (USNM 75851). — Florida, Tortugas, from *Porites* clumps, low tide, W. L. SCHMITT coll. et leg., 2-7-1931, M. J. RATHBUN det. *Micropanope barbadensis* : 1 ♂ (USNM 75754 pt) [les autres spécimens de cet échantillon : 1 ♂, 2 ♀, 1 juv. (USNM 75754 pt) et 1 ♂ (MP-B20916) sont *Garthiope barbadensis, cf. infra*]. — Florida, Tortugas : 1 ♂ (USNM 75851). — Florida, vicinity of Coral Gables, st. 1207-18, J. F. W. PEARSON coll., M. J. RATHBUN det. *Micropanope spinipes* : 1 ♂ 4,8 × 6,8 mm (ex- USNM 75854; MP-B20915).

DISTRIBUTION ET ÉCOLOGIE

Garthiope spinipes est réparti sur la côte atlantique américaine : Floride, Bermudes, Bahamas, Curaçao, Brésil. On le trouve à faible profondeur, souvent sur le récif; COELHO (1974 : 41) le signale au Brésil de 0 à 82 m sur des fonds sableux et, dans un cas, avec des algues calcaires vivantes.

G. spinipes est l'espèce de *Garthiope* qui offre la plus large distribution puisqu'elle s'étend de la Floride et du golfe du Mexique jusqu'au Brésil. Elle cohabite avec *G. barbadensis* aux Dry Tortugas en Floride et sans doute plus bas dans la mer des Caraïbes.

Garthiope barbadensis (Rathbun, 1921)

(Fig. 5A, B; pl. I, C, D; pl. II, B)

Pilumnus barbadensis Rathbun, 1921 : 73, pl. 1 (La Barbade).
Pilumnus barbadensis; RATHBUN, 1930 : 446, fig. 72 (Floride : Tortugas); POWERS, 1977 : 97 (cit.); LEMAITRE, 1981 : 252, 263 (côte nord de la Colombie); *cf.* 1984 : 441; ANDRYSZACK et GORE, 1981 : 487, 505 (développement larvaire); GORE, VAN DOVER et WILSON, 1981 : 28, fig. 1-9 (Floride : développement larvaire); MARTIN, 1984 : 229, tabl. I (ontogénie); MARTIN, FELDER et TRUESDALE, 1984 : 540, 541, 600, fig. 47 (ontogénie); MARTIN, TRUESDALE et FELDER, 1985 : 98, tabl. 2 (ontogénie); ABELE et KIM, 1986 : 58 (liste), 609 (clef), 626, 627, fig. c-e (d'après RATHBUN, 1930); MARTIN, 1988 : 87, fig. 7, tabl. 2 (mégalopes).
[*Micropanope*] *barbadensis*; GUINOT, 1967 : 355 (cit.); 1971 : 1076 (cit.).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Florida, Tortugas, from *Porites* clumps, low tide, W. L. SCHMITT coll., 2-7-1931, M. J. RATHBUN det. *Micropanope barbadensis* : 2 ♀, 1 juv. (USNM 75754 pt), 1 ♂ 6,8 × 9,5 mm [1 autre ♂ de cet échantillon est en fait *G. spinipes*] (MP-B20916). — Barbados, Barbados-Antigua Expedition, RATHBUN det. *Pilumnus beebei* Boone : 1 ♂ (USNM 75722).

Remarques

Dès la description de l'espèce dans le genre *Pilumnus*, Rathbun (1921 : 74) écrivait que la forme la plus proche de *P. barbadensis* était « *P. spinipes* (= *Micropanope spinipes* A. Milne Edwards) ».

Très rapidement attribué au genre *Micropanope* Stimpson, *M. barbadensis* a été surtout mentionné à la suite de la publication de son développement larvaire complet (*cf. ci-après*).

En 1967 (*loc. cit.*), nous avons placé *barbadensis* et ses plus proches alliés (*spinipes* et *fraseri*) au voisinage du genre *Coralliope*, pour lequel nous supposions plus d'affinités avec des genres comme *Domecia* et *Maldivia* qu'avec les Panopeinae.

L'appartenance de *barbadensis* au genre *Micropanope* Stimpson s.s., après l'émendation du genre par Guinot (1967), a été beaucoup discuté sur la base des caractères des zoés et de la mégalope.

Le développement larvaire soigneusement étudié en laboratoire puis commenté en détail par Gore, Van Dover et Wilson (1981) amènent ces auteurs à placer *Micropanope barbadensis* dans un groupement à part ; en l'absence de données sur les caractères larvaires de *Domecia* ou de *Maldivia* (*ibid.* : 48), il s'avère difficile de préciser davantage les affinités de *M. barbadensis*. Dans une analyse des zoés des Xanthidae, Martin (1984) montre que *M. barbadensis* offre des caractères larvaires particuliers et l'attribue à un groupement distinct.

Dans un travail sur l'ontogénie de plusieurs espèces de Xanthidae panopéens, Lemaitre, Felder et Truesdale (1984 : 540, fig. 47) indiquent que *Micropanope barbadensis* « apparently does not belong to any established genus » : leur hypothèse de phylogénie de plusieurs genres de Panopeinae, basée sur la morphologie des zoés, fait intervenir pour ceux-ci une dérivation à partir d'*Eriphia spinifrons* et de *Micropanope barbadensis*.

Dans un article sur la signification phylogénétique des mégalopes de nombreux Xanthidae, Martin (1988) envisage *Micropanope barbadensis* dans un groupe particulier, renfermant également *M. sculptipes* Stimpson, l'espèce-type du genre *Micropanope* s.s. : *barbadensis* conserve donc l'appellation générique de *Micropanope*.

Distribution et écologie

Les premières signalisations de *G. barbadensis* indiquent sa présence sur les Dry Tortugas et à La Barbade dans un biotope récifal. Lemaitre (1981 : 252) le signale sur la côte sud-américaine en Colombie au sud de la baie de Cartagène, à faible profondeur, avec un habitat parmi les coraux.

G. barbadensis est présent sur la côte de Floride près de Ft. Pierce où il a été récolté à 80 m de profondeur environ (Gore, Van Dover et Wilson, 1981).

G. barbadensis cohabite avec *G. spinipes* en Floride (Dry Tortugas) et sans doute dans d'autres îles de la mer des Caraïbes.

Garthiope fraseri (Garth, 1946)

(Fig. 1, 2, 4; pl. I, E, F; pl. II, C, D)

Micropanope fraseri Garth, 1946*a* : 462, pl. 57, fig. 1-4 (Galapagos); 1946*b* : 623 (*id.*).
Pilumnus beebei Boone, 1927 : 220, *pro parte* : fig. 80 [pas les p. 219-221 = *Micropanope xantusii* (Stimpson), *fide* Rathbun, 1930 : 438; Garth, 1946*a* : 457, 459, 462, 465].
[*Micropanope*] *fraseri*; Guinot, 1967 : 355 (cit.); 1971 : 1076 (cit.).

Matériel examiné (déterminé *Micropanope fraseri* par J. S. Garth). — Galapagos Islands, Charles Island, from Black Beach Anchorage, shore, « Velero III », st. 33-33, 27-1-1933 : holotype, ♂ 7,4 × 11,1 mm, allotype, ♀ 7 × 10 mm (AHF 331). — Galapagos Islands, Barrington Island, coral, « Velero III », st. 811-38, 26-1-1938 : paratypes, 3 ♂, 1 ♀ (AHF) [1 ♂ de 6,3 × 9 mm a été légué au Muséum et devient MP-B20914). — Galapagos Islands, Charles Island, from Black Beach Anchorage, shore, « Velero III », st. 199-34, 30-1-1934 : paratype, ♂ 6 × 9 mm (MP-B24028). — Galapagos Islands, Hood Island, Gardner Bay, shore, « Velero III », st. 358-35, 17-12-1934 : paratypes, 2 ♂ (dont l'un mesure 6,6 × 9,2 mm), 3 ♀ (dont l'une mesure 8 × 12,5 mm), 2 juv. (AHF).

Distribution et écologie

Garthiope fraseri semble être endémique des Galapagos, où il a été récolté sur plusieurs îles, soit dans la zone intertidale sous les rochers, soit parmi les coraux du genre *Pocillopora*.

Caractères distinctifs des espèces de *Garthiope* gen. nov.

Face dorsale. — La face dorsale est faiblement aréolée, et ce uniquement dans la moitié antérieure où se distinguent seuls les sillons qui délimitent l'avancée antérieure mésogastrique et les régions protogastriques, le reste de la face dorsale étant sans traces de divisions.

Ornementation

— *G. spinipes* (pl. I, A, B) : de très fins granules un peu squamiformes, situés dans la partie antérieure et près des bords; des soies très courtes et molles, peu nombreuses.

— *G. barbadensis* (pl. I, C, D) : granules arrondis sur toute la moitié antérieure, devenant pointus sur les bords antéro-latéraux; des soies brunes et raides assez longues, ne cachant pas la surface de la carapace; partie postérieure lisse et avec des soies plus courtes et plus rares.

— *G. fraseri* (pl. I, E, F) : plusieurs lignes de granules distincts dans la partie antérieure de la carapace, marquées par quelques rangées de longues soies; par ailleurs, des granules arrondis, pointus sur les bords antéro-latéraux et devenant très fins dans la moitié postérieure; pubescence de soies jaunâtres assez longues, surtout présente vers le front et les bords.

Front

— *G. spinipes* : région frontale déclive avec, en arrière, une rangée de granules; bords frontaux légèrement obliques de part et d'autre de l'encoche médiane et très finement serrulés; une très faible concavité du côté externe.

— *G. barbadensis* : lobes frontaux sinueux de part et d'autre de la nette encoche en V, convexes d'abord puis devenant concaves ; bord serrulé sur la partie convexe, garni de granules pointus et plus individualisés sur la partie concave.

— *G. fraseri* (fig. 1) : lobes frontaux obliques de part et d'autre de l'encoche médiane, avec des granules pointus plus marqués sur la partie externe, qui offre un petit lobe latéral distinct.

Bord antéro-latéral. — Angle exorbitaire ne formant pas une dent et seulement marqué de spinules chez *G. barbadensis* et *G. fraseri.* En arrière de l'angle exorbitaire, les trois dents principales.

— *G. spinipes* (pl. I, A, B) : les trois dents antéro-latérales spiniformes et, en avant de celles-ci, une petite dent pointue au niveau de la région hépatique ; en arrière de cette dernière, une épine sous-hépatique.

— *G. barbadensis* (pl. I, C, D) : les trois principales dents antéro-latérales aiguës, serrulées sur les bords, la première étant composée de plusieurs petites spinules ; en avant de celle-ci, une épine hépatique se mêlant à plusieurs épines sous-hépatiques visibles dorsalement (dont une plus développée), ce qui donne à toute cette partie du bord un aspect spinuleux.

— *G. fraseri* (pl. I, E, F) : les trois fortes épines antéro-latérales principales, serrulées, la première surtout étant spinifère ; en avant, deux à trois épines en position hépatique ; plusieurs épines sous-hépatiques.

Bord supra-orbitaire

— *G. spinipes* : finement denticulé, avec les deux encoches bien marquées, surtout l'interne.

— *G. barbadensis* : denticulé, avec les encoches très petites ou obsolètes.

— *G. fraseri* (fig. 1) : longé de tubercules pointus, avec des encoches peu visibles.

Bord infra-orbitaire

— *G. spinipes* : finement denticulé ; dent interne sublisse.

— *G. barbadensis* : orné de tubercules pointus ; une dent aiguë à l'angle interne.

— *G. fraseri* : garni de spinules développées ; dent interne très spinifère.

Chélipèdes. — Chez les trois espèces, hétérochélie et hétérodontie marquées.

— *G. spinipes* (pl. I, A, pl. II, A) : 1) grand chélipède : chez l'adulte, face externe de la main inerme, lisse et glabre, sauf vers le bord supérieur qui porte quelques granules et une rangée de trois dents obliques vers la région proximale, laquelle est également granuleuse ; 2) petit chélipède : main lisse, sauf vers la région supérieure qui est spinuleuse et offre des rangées alignées de serrulations.

— *G. barbadensis* (pl. I, B, pl. II, B) : 1) grand chélipède : propode lisse, sauf le tiers supéro-proximal qui est granuleux ; 2) petit chélipède : toute la face externe de la main granuleuse. Mêlée aux granules, même ornementation de soies raides et jaunâtres que sur la face dorsale.

— *G. fraseri* (pl. I, C, pl. II, C, D) : 1) grand chélipède, situé à droite ou à gauche : propode très renflé, lisse, inerme et glabre, sauf dans une petite partie de la région supéro-

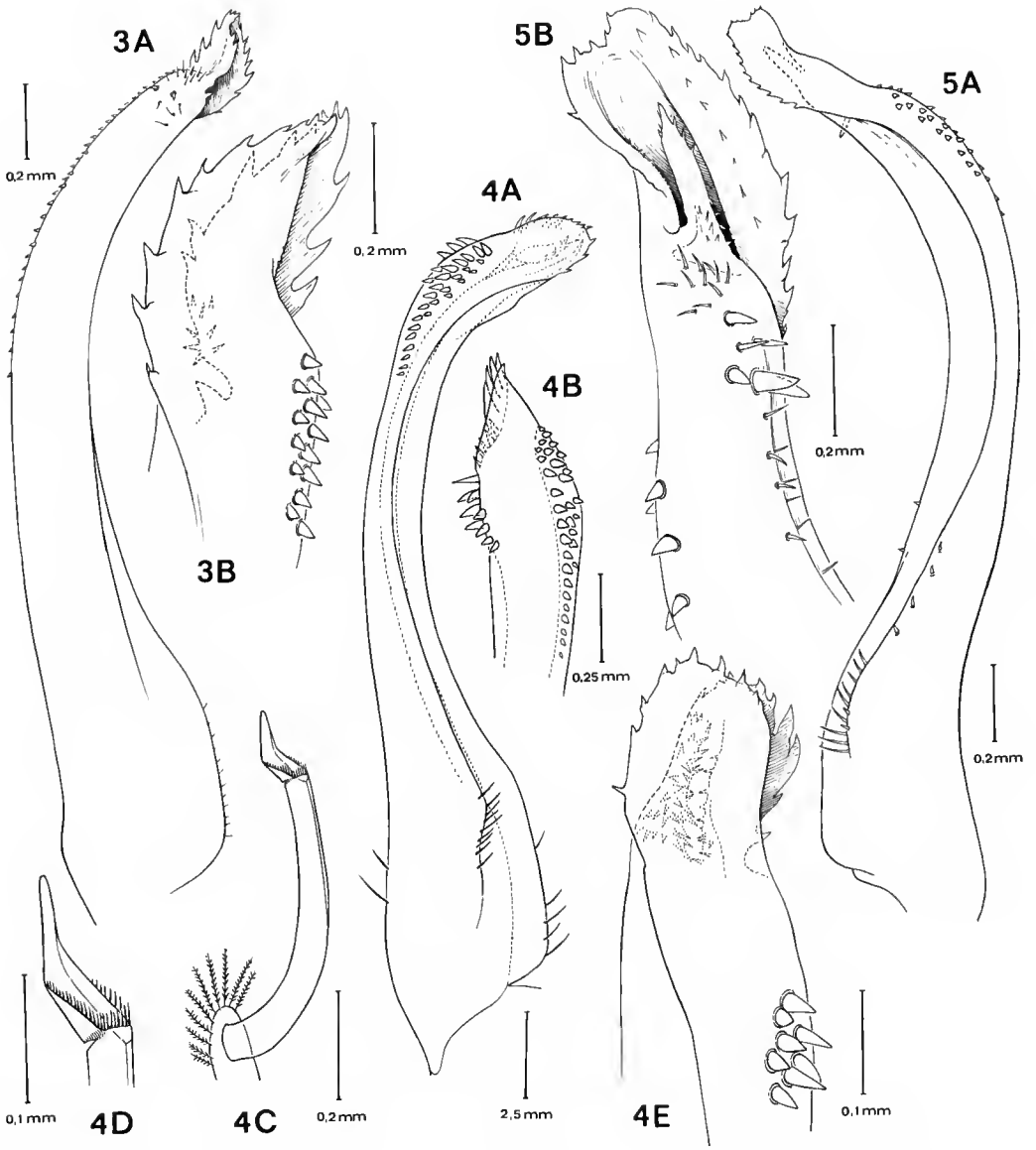


FIG. 3-5. — Pléopodes sexuels mâles dans le genre *Garthiope* gen. nov. : 3 A, B, *G. spinipes* (A. Milne Edwards), ♂ 6 × 9 mm, Florida, Tortugas, Bird Key Reef (USNM 75851) : A, Pl1 en entier; B, *id.*, apex. 4 A-D, *G. fraseri* (Garth), holotype, ♂ 7,4 × 11,1 mm, Galapagos, Charles Island, from Black Beach Anchorage (AHF) : A, Pl1 en entier; B, *id.*, apex; C, Pl2 en entier; D, *id.*, flagelle; 4 E, *G. fraseri* (Garth), paratype, ♂ 6,3 × 9 mm, Galapagos, Barrington Island (MP-B20914) : Pl1, apex monté en préparation. 5 A, B, *G. barbadensis* (Rathbun), ♂ 6,8 × 9,5 mm, Florida, Tortugas (ex-USNM 75754 pt, MP-B20916) : A, Pl1 en entier; B, *id.*, apex. (Fig. 4 A-D d'après des dessins originaux de J. S. GARTH et non publiés.)

proximale, qui est granuleuse; 2) petit chélipède avec la main spinuleuse sur sa plus grande partie, sauf vers le bord inférieur seulement granuleux.

Pattes ambulatoires. — Chez les trois espèces, longues et grêles.

— *G. spinipes* (pl. I, A) : finement spinuleuses sur le bord supérieur du mérus surtout, à un plus faible degré sur le carpe et le propode.

— *G. barbadensis* (pl. I, C) : de fortes épines sur le bord supérieur du mérus; celui du carpe et du propode avec des spinules plus petites, disposées en plusieurs rangées.

— *G. fraseri* (pl. I, E) : spinuleuses, avec plusieurs rangées sur le bord supérieur du mérus (ce dernier avec de longues épines), du carpe et du propode; une épine distale plus forte sur le carpe de P2-P4; en plus, sur le carpe de P2-P3, une épine subdistale développée (qui correspond en fait à la dernière d'une rangée de spinules située du côté interne).

Pléopodes. — Pl1 ♂ analogue chez les trois espèces : *G. spinipes* (fig. 3A, B), *G. barbadensis* (fig. 5A, B) et *G. fraseri* (fig. 4A, B, E) : très épaissi dans la région subdistale qui est ornementée de grosses spinules; un large lobe distal, spinuleux sur son pourtour. Pl2 ♂ (fig. 4C, D : *G. fraseri*) court, avec le pédoncule grêle et le flagelle un peu effilé.

Affinités du genre *Garthiope* gen. nov.

Le genre *Garthiope* gen. nov. est un Xanthoidea MacLeay, 1838, *sensu* Guinot, 1978. Il s'apparente au genre *Coralliope* Guinot, 1967 (p. 353; 1971 : 1076), établi pour de très petites formes jusqu'alors également rapportées au genre *Micropanope* et vivant dans des biotopes rocheux d'algues calcaires, de sables coquilliers ou de coraux. Le genre *Coralliope* renferme : l'espèce-type *C. parvula* (A. Milne Edwards, 1869), de la côte ouest-africaine; *C. armstrongi* (Garth, 1948), de la côte pacifique américaine.

Les deux genres offrent un faciès similaire. Ils diffèrent principalement : par la présence de crêtes endostomiennes, complètes chez *Coralliope*, incomplètes et seulement postérieures chez *Garthiope*; par la disposition des orbites, plus inclinées et moins profondes chez *Coralliope* que chez *Garthiope*; par la morphologie du Pl1♂, subdroit, peu épais et avec de longues soies subapicales chez *Coralliope* (*cf.* Guinot, 1967, fig. 11 a, b; présent travail : fig. 6 : *C. armstrongi*), au contraire renflé et avec un lobe dentelé chez *Garthiope* (fig. 3-5).

A propos de *Coralliope* (*ibid.* : 353) nous ne supposions des affinités ni avec *Micropanope* emend. ni avec les Panopeinae, mais plutôt avec les *Domecia*, les *Maldivia*, etc.

Suivant une idée ancienne d'Ortmann (1893 : 481; 1897 : 201-216), nous avons élevé (Guinot, 1978 : 275) la sous-famille des Trapeziinae Miers, 1886, au rang de famille. Ce nouveau statut a été dès lors reconnu par de nombreux auteurs, notamment par Takeda (1980 : 71), Serène (1984 : 265), Galil (1986 : 275), Galil et Takeda (1986 : 163). Serène (1984 : 265, 266, 291) a séparé la famille des Trapeziidae en deux sous-familles : Trapeziinae et Domeciinae, tous symbiotes de la partie vivante des Coelentérés.

La famille des Trapeziidae, qui constitue un groupe assez homogène, avec des adaptations dues au commensalisme, pourrait être élargie pour recevoir d'autres genres dont les représentants sont associés, pour la plupart, avec des coraux. Le genre *Coralliope* Guinot contient de très petites formes, souvent coralliophiles; le genre *Garthiope* gen. nov. renferme au

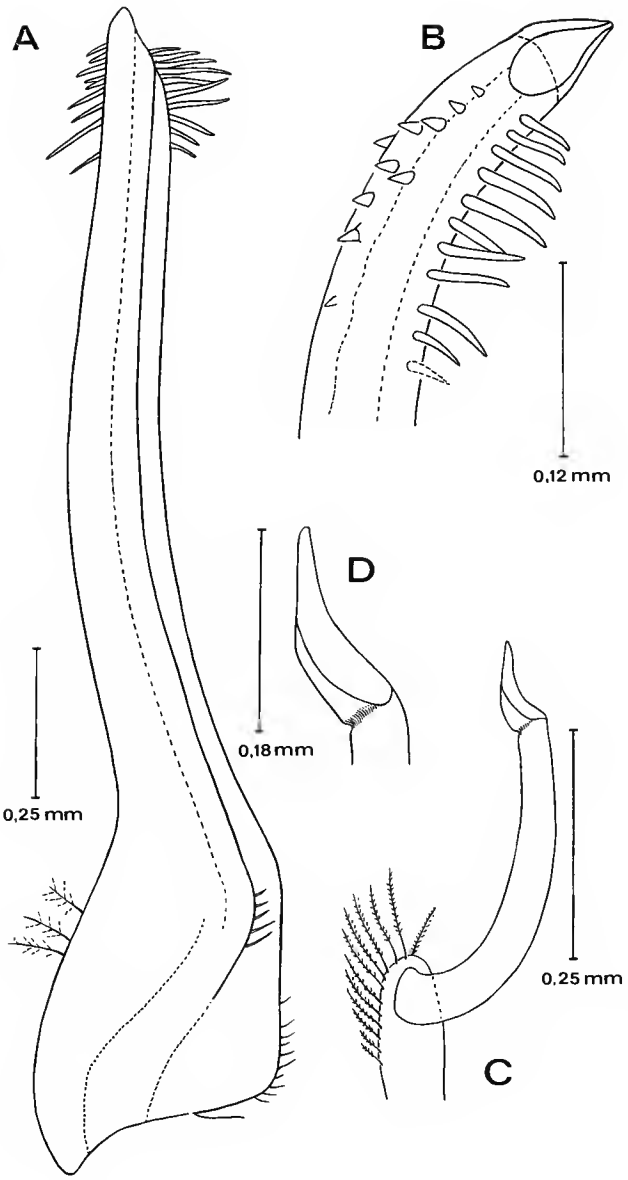


FIG. 6. — Pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez *Coralliope armstrongi* (Garth), holotype, ♂ 3,1 × 4,5 mm, Ecuador, La Plata Island (AMNH 10010) : A, Pl1 en entier; B, *id.*, apex; C, Pl2 en entier; D, *id.*, flagelle. (D'après des dessins originaux de J. S. GARTH et non publiés.)

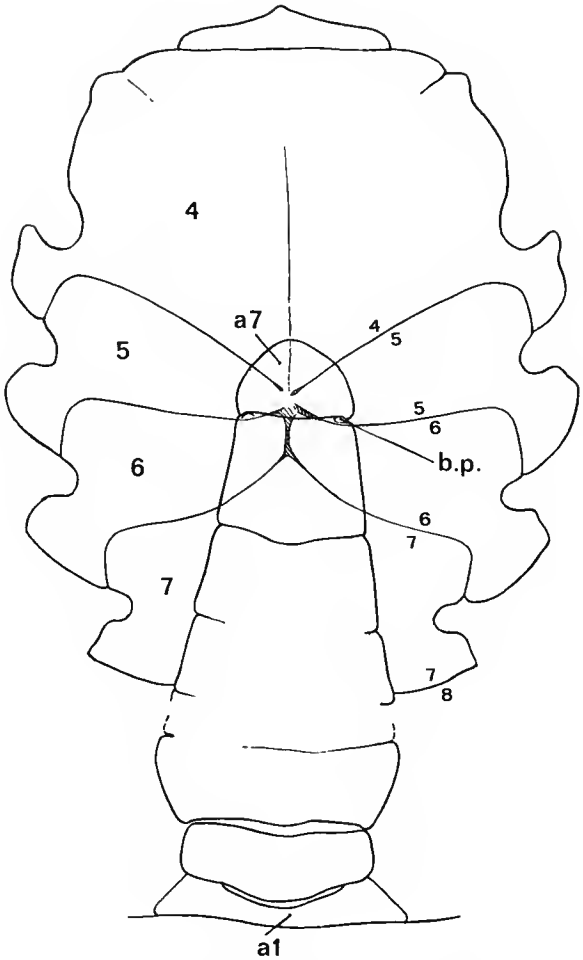


FIG. 7. — Plastron sternal typique d'une *Trapezia* Latreille : *Trapezia* sp., Honolulu, Exp. Mortensen. (Les dessins du plastron sternal et de l'abdomen, y compris, les sutures sternales cachées par l'abdomen, ont été volontairement exécutés en traits pleins pour montrer plus clairement la position relative des diverses parties. La figure a été exécutée « en développement » pour éviter les déformations de perspective. Mêmes abréviations que pour la figure 2.)

moins deux espèces, *G. barbadensis* et *G. fraseri*, qui sont fréquemment trouvées dans les coraux.

Comme les Trapeziidae *sensu stricto* (*cf.* GUINOT, 1979 : 94, pl. 12, fig. 7), les deux genres en question possèdent un plastron sternal relativement peu élargi, avec les bords subparallèles, avec les sutures à peine interrompues médialement, les sutures 4/5 et 5/6 confluant fortement et la suture 6/7 remontant beaucoup vers l'avant (*cf.* fig. 2 : plastron sternal de *G. fraseri*; fig. 7 : celui d'une espèce du genre *Trapezia* Latreille).

La morphologie des pléopodes sexuels pourrait être également un indice en faveur des affinités de *Coralliope* [*cf.* GUINOT, 1967, fig. 11a, b : *C. parvula*; *cf.* présent travail, fig. 6 : *C. armstrongi* (Garth)] et de *Garthiope* (fig. 3-5) avec les Trapeziidae. En tout cas, le premier pléopode sexuel, subdroit ou un peu incurvé, avec une ornementation de longues soies latérales (*Coralliope*) ou avec un lobe distal denticulé (*Garthiope*), ne ressemble pas à celui des Xanthinae, encore moins à celui des Panopeinae.

La morphologie larvaire, bien étudiée chez *G. barbadensis* (*cf. supra*) ne permet pas d'affirmation certaine : il apparaît seulement que les caractères des larves et de la mégalope indiquent l'appartenance à un groupe particulier, distinct des Brachyoures de type panopéen et de *Micropanope*.

La proximité de *Coralliope* avec les Trapeziidae se présente avec plus d'évidence (forme du Pl1♂; crêtes endostomiennes complètes). Il conviendra de voir ultérieurement, si notre hypothèse se vérifie, comment peuvent se placer *Coralliope* et *Garthiope* dans les Trapeziidae *sensu lato* ou à leur voisinage et si la création d'une nouvelle sous-famille est nécessaire.

Abréviations

AHF : Allan Hancock Foundation, Los Angeles.
AMNH : American Museum of Natural History, New York.
MP : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
USNM : Smithsonian Institution, Washington.

Remerciements

Nos remerciements s'adressent en tout premier lieu à J. S. GARTH, Allan Hancock Foundation, Los Angeles, qui nous avait réservé un accueil très chaleureux lors d'un voyage aux USA et avait mis à notre disposition le matériel nécessaire pour notre première révision des *Micropanope* s. l. Nous le remercions également de nous permettre de publier ici des dessins originaux très précis des pléopodes de diverses espèces.

Lors d'un séjour à la Smithsonian Institution, USNM (Washington), nous avions examiné nombre de Xanthoidea : nous adressons nos remerciements à F. A. CHACE, Jr., et à R. B. MANNING.

Des échanges de matériel ont été entrepris entre ces institutions et le Muséum national d'Histoire naturelle : c'est pourquoi certains échantillons cités ici, originairement américains, sont maintenant inventoriés sous le sigle MP.

Les photographies sont l'œuvre de Jacques REBIÈRE; les dessins de Michèle BERTONCINI. La documentation bibliographique et la mise au point du manuscrit ont été faites par Josette SEMBLAT. Nous les assurons de notre gratitude.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABELE, L. G., et W. KIM, 1986. — An illustrated Guide to the Marine Decapod Crustaceans of Florida. *Fla St. Univ., Technical Ser.*, **8** (1), pt 1 : 1-326; pt 2 : 327-760.

ANDRYSZAK, B. L., et R. H. GORE, 1981. — The complete larval development in the laboratory of *Micropanope sculptipes* (Crustacea, Decapoda, Xanthidae) with a comparison of larval characters in western Atlantic Xanthid Genera. *Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U. S.*, **79** (3) : 487-506, fig. 1-6, tabl. 1-3.

BOONE, L., 1927. — The littoral crustacean fauna of the Galapagos Islands. Part 1 : Brachyura. *Zoologica, N. Y.*, **8** (4) : 127-288, fig. 34-101.

— 1930. — Crustacea : Stomatopoda and Brachyura. Scientific Results of the Cruise of the Yachts « Eagle » and « Ara », 1921-1928, William K. Vanderbilt, Commanding. *Bull. Vanderbilt mar. Mus.*, **2** : 5-228, pl. 1-74.

COELHO, P. A., 1974. — Biogeografia e bionomia dos Crustaceos Decapodos Reptantes do litoral equatorial do Brasil. Thèse de Doctorat, Inst. Biociênc. Univ. Feder. Pernambuco, Recife, p. 1-94, fig. 1-21, tabl. 1-12, Annexes 1, 2 (p. 1-8) et 3 (2 p.). (Ronéotypée).

COELHO, P. A., et M. A. RAMOS, 1972. — A constituiçao e a distribuiçao da fauna de Decapodos do littoral leste da América do sul entre as latitude de 5° N e 39° S. *Trabhs Inst. oceanogr. Univ. fed. Recife*, **13** : 133-236, fig. 1-4.

GALIL, B., 1986. — *Quadrella* (Brachyura : Xanthoidea : Trapeziidae) — review and revision. *J. crust. Biol.*, **6** (2) : 275-293, fig. 1-8.

GALIL, B., et M. TAKEDA, 1986. — Resurrection of the Genus *Jonesius* and Establishment of a New Genus : Commensal Crabs Associated with Corals from the Indo-Pacific Ocean. *Bull. natn. Sci. Mus., Tokyo*, sér. A (Zool.), **12** (4) : 163-171, fig. 1-8.

GARTH, J. S., 1946*a*. — Littoral brachyuran fauna of the Galapagos Archipelago. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, **5** (10) : i-iv + 341-600, fig. 1, pl. 49-87.

— 1946*b*. — Distribution studies of Galapagos Brachyura. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, **5** (11) : 603-638, cartes 1-10.

— 1986. — New Species of Xanthid Crabs from Early Hancock Expeditions. *Occ. Pap. Allan Hancock Fdn*, n. sér., (4) : 1-14, fig. 1-6.

GORE, R. H., C. L. VAN DOVER, et K. A. WILSON, 1981. — Studies on Decapod Crustacea from the Indian River Region of Florida. XX. *Micropanope barbadensis* (Rathbun, 1921) : the complete larval development under Laboratory conditions (Brachyura, Xanthidae). *J. crust. Biol.*, **1** (1) : 28-50, fig. 1-9.

GUINOT, D., 1967. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. II. Les anciens genres *Micropanope* Stimpson et *Medaeus* Dana. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **39** (2) : 345-374, fig. 1-42.

— 1971. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. VIII. Synthèse et bibliographie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (5), 1970 (1971) : 1063-1090.

— 1978. — Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyoures. *Bull. biol. Fr. Belg.*, n. s., **112** (3) : 211-292, fig. 1-3, 1 tabl.

— 1979. — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogenèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (A), Zool., **112** : 1-354, fig. 1-70, pl. 1-27, tabl. 1-5.

GUINOT, D., et T. M. ILIFFE, sous presse. — *Garthiope anchialina* sp. nov., espèce anchialine des Galapagos, île Isabela, Cueva de la Cadena, avec des remarques sur la faune carcinologique anchialine (Crustacea Decapoda Brachyura). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **12**, A, (3).

LEMAITRE, R., 1981. — Shallow-Water Crabs (Decapoda, Brachyura) collected in the Southern Caribbean near Cartagena, Colombia. *Bull. mar. Sci.*, **31** (2) : 234-266.

— 1984. — Decapod crustaceans from Cay Sal Bank, Bahamas, with notes on their zoogeographic affinities. *J. crust. Biol.*, **4** (3) : 425-447, fig. 1-9.

MARTIN, J. W., 1984. — Notes and Bibliography on the larvae of xanthid crabs, with a key to the known xanthid zoeas of the western Atlantic and Gulf of Mexico. *Bull. mar. Sci.*, **34** (2) : 220-239, fig. 1, 2, tabl. 1.

— 1988. — Phylogenetic significance of the brachyuran megalopa : evidence from the Xanthidae. *Symp. zool. Soc. Lond.*, (59) : 69-102, fig. 1-7, tabl. 1-2.

MARTIN, J. W., et L. G. ABELE, 1986. — Notes on male pleopod morphology in the Brachyuran Crab Family Panopeidae Ortmann, 1893, sensu Guinot (1978) (Decapoda). *Crustaceana,* **50** (2) : 182-198, fig. 1-4.

MARTIN, J. W., D. L. FELDER et F. M. TRUESDALE, 1984. — A comparative study of morphology and ontogeny in juvenile stages of four western Atlantic Xanthoid crabs (Crustacea : Decapoda : Brachyura). *Phil. Trans. R. Soc.*, sér. B, **303** : 537-604, fig. 1-48, tabl. 1-5.

MARTIN, J. W., F. M. TRUESDALE et D. L. FELDER, 1985. — Larval development of *Panopeus bermudensis* Benedict and Rathbun, 1891 (Brachyura, Xanthidae) with notes on zoeal characters in xanthid crabs. *J. crust. Biol.,* **50** (1) : 84-105, fig. 1-7, tabl. 1-2.

MIERS, E. J., 1886. — Report on the Brachyura collected by H. M. S. Challenger during the Years 1873-76. *In* : Report scient. Res. Voyage H.M.S. Challenger, Zoology, vol. 17. London, Edinburgh and Dublin : L + 362 p., 29 pl.

MILNE EDWARDS, A., 1880*a*. — Études sur les Xiphosures et les Crustacés de la région mexicaine. *In* : Miss. scient. au Mexique et dans l'Amér. Centr., Rech. Zool. Faune Amér. Centr. et Mexique, part 5, vol. 1. Paris, Imprimerie Nationale, 1873-1881, pp. 1-368, pl. 1-61. Pour les p. 265 à 312, pl. 49-54 : parution en 1880 (*cf.* Th. MONOD, 1956 : 642).

— 1880*b*. — Reports on the Results of Dredging under the Supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico, and in the Caribbean Sea, 1877, '78, '79, by the U. S. Coast Survey Steamer « Blake », Lieut.-Commander C. D. Sigsbee, U.S.N., and Commander J. R. Bartlett, U.S.N., Commanding. VIII. Études préliminaires sur les Crustacés, 1re partie. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.,* **8** (1) : 1-68, pl. 1-2.

MILNE EDWARDS, A., et E.-L. BOUVIER, 1923. — Reports on the results of dredging under the supervision of Alexander Agassiz in the Gulf of Mexico (1877-78), in the Caribbean Sea (1878-79), and along the Atlantic coast of the United States (1880), by the U. S. Coast Survey Steamer « Blake »... XLII. Les Porcellanides et les Brachyures. *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.,* **47** (4) : 283-395, pl. 1-11.

ORTMANN, A., 1893. — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums. VII. Theil. Abtheilung : Brachyura (Brachyura genuina Boas) II. Unterabtheilung : Cancroidea, 2. Section : Cancrinea, 1. Gruppe : Cyclometopa. *Zool. Jb.,* **7** : 411-495, pl. 17.

— 1897. — Die geographische Verbreitung der Decapoden-Familie Trapeziidae. *Zool. Jb.,* **10** : 201-216.

PEQUEGNAT, L. H., 1975. — List of catalogued invertebrate species in the Texas A & M University Systematic collection of marine organisms [Brachyura, pp. 45-49]. Texas A & M University, vi + 109 p.

PEQUEGNAT, L. H., et J. P. RAY, 1974. — Crustacea and other Arthropods, pp. 232-261, fig. 1-71. *In* : T. J. BRIGHT et L. H. PEQUEGNAT (edit.), Biota of the West Flower Garden Bank. Gulf Publishing Company, Houston, Texas.

POWERS, L. W., 1977. — A Catalogue and Bibliography to the Crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. *Contr. mar. Sci.*, Suppl. vol. **20** : 1-190, fig. 1-4, tabl. 1-4.

RATHBUN, M. J., 1898. — The Brachyura of the Biological Expedition to the Florida Keys and the Bahamas in 1893. *Bull. Lab. nat. Hist. St. Univ. Ia,* **4** : 250-294, pl. 1-9.

— 1921. — Report on the Brachyura collected by the Barbados-Antigua Expedition from the University of Iowa in 1918. *In* : Reports on the Crinoids, Ophiurids, Brachyura, Tanaidacea and Isopoda, Amphipods, and Echinoidea of the Barbados-Antigua Expedition of 1918. First Series. N° 45. *Stud. nat. Hist. Iowa Univ.,* **9** (5) : 65-90, pl. 1-3.

— 1930. — The Cancroid Crabs of America. *Bull. U. S. natn. Mus.,* **152** : I-XVI, 1-609, fig. 1-85, pl. 1-230.

RODRIGUEZ, G., 1980. — Los Crustaceos Decapodos de Venezuela. Instituto venezolano de Investigaciones Cientificas, Caracas : 1-494, fig. 1-119, pl. 1-70.

SERÈNE, R., 1984. — Crustacés Décapodes Brachyoures de l'Océan Indien occidental et de la Mer Rouge.

Xanthoidea : Xanthidae et Trapeziidae. Avec un addendum par Alain CROSNIER : Carpiliidae et Menippidae. *Faune tropicale*, (24) : 1-400, fig. A-C, 1-243, pl. 1-48.

TAKEDA, M., 1980. — Two New Crabs Associated with Precious Coral from the Central Pacific. *Bull. natn. Sci. Mus.*, Sér. A (Zool.), **6** (2) : 71-76, fig. 1-3.

VERRILL, A. E., 1900. — Additions to the Crustacea and Pycnogonida of the Bermudas. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, **10**, pt 2, (15) : 573-582, fig. 1-4, pl. 67-69.

— 1908. — Brachyura and Anomura. Their distribution, variations, and habits. Decapod Crustacea of Bermuda. I. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, **13** : 299-474, fig. 1-68, pl. 9-28.

PLANCHE I

A-B. — *Garthiope spinipes* (A. Milne Edwards), Florida, Tortugas, vicinity of Coral Gables, st. 1207-18, J. F. W. PEARSON coll., M. J. RATHBUN det. *Micropanope spinipes* : ♂ 4,8 × 6,8 mm (ex- USNM 75854; MP-B20915). A, vue d'ensemble; B, gros plan de la carapace.

C-D. — *Garthiope barbadensis* (Rathbun), Florida, Dry Tortugas, from *Porites* clumps, W. L. SCHMITT coll. 2-7-1931, M. J. RATHBUN det. *Micropanope barbadensis* : ♂ 6,8 × 9,5 mm (ex- USNM 75754 pt, MP-B20916). C, vue d'ensemble; D, gros plan de la carapace.

E-F. — *Garthiope fraseri* (Garth), Galapagos, Charles Island, from Black Beach Anchorage, « Velero III », st. 199-34, GARTH det. *Micropanope fraseri* et leg. : paratype, ♂ 6 × 9 mm (MP-B24028). E, vue d'ensemble; F, gros plan de la carapace.

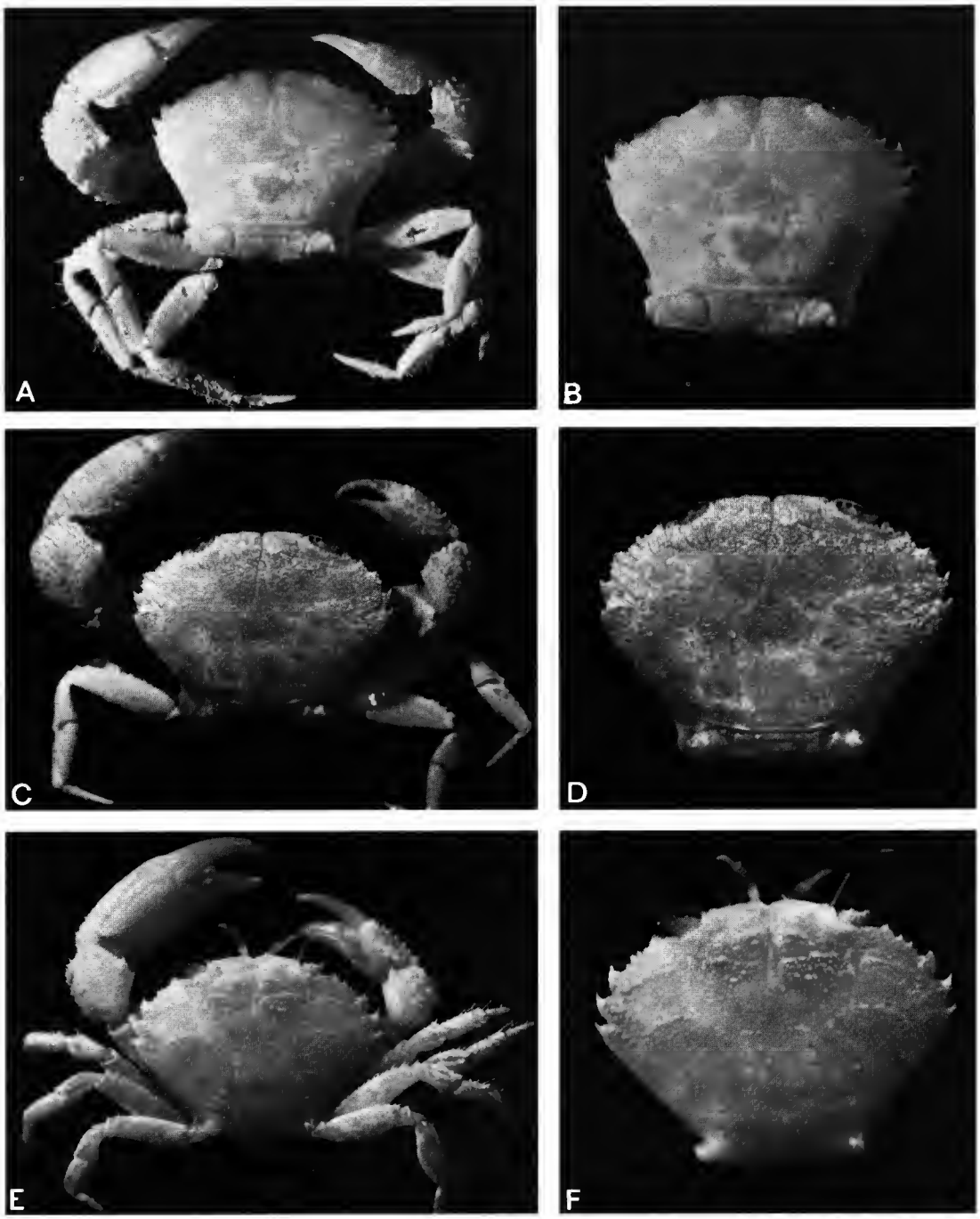

A
B
C
D
E
F

PLANCHE II

Chélipèdes des trois espèces de *Garthiope* gen. nov.

A. — *G. spinipes* (A. Milne Edwards), Florida, Tortugas, vicinity of Coral Gables, st. 1207-18, J. F. W. PEARSON coll. : ♂ 4,8 × 6,8 mm (ex- USNM 75854; MP-B20915). Carapace : *cf.* pl. I, fig. A, B.

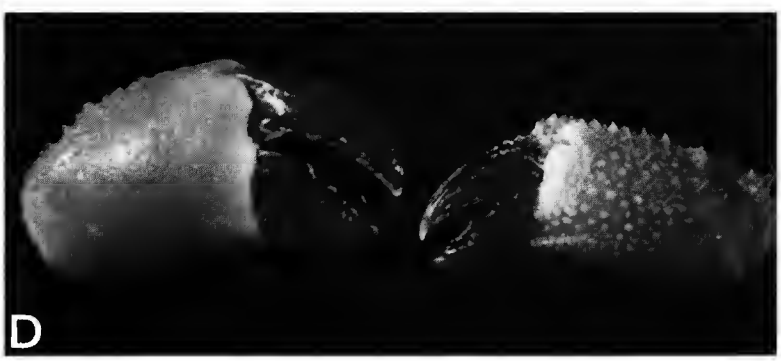
B. — *G. barbadensis* (Rathbun), Florida, Dry Tortugas, from *Porites* clumps, W. L. SCHMITT coll. 1931 : ♂ 6,8 × 9,5 mm (ex USNM 75754 pt; MP-B20916). Carapace : *cf.* pl. I, fig. C-D.

C-D. — *G. fraseri* (Garth), Galapagos. C, Charles Island, Black Beach Anchorage, « Velero III », st. 199-34, GARTH det. *Micropanope fraseri* et leg. : paratype ♂ 6 × 9 mm (MP-B24028). La grande pince est à gauche. Carapace : *cf.* pl. I, fig. E, F-D, Hood Island, Gardner Bay, shore, « Velero III », st. 358-35, J. S. GARTH det. *Micropanope fraseri* : paratype, ♀ 8 × 12,5 mm (AHF). La grande pince est à droite.

A

B

C


D

Achevé d'imprimer le 24 novembre 1990.

Le Bulletin du 1er trimestre de l'année 1990 a été diffusé le 2 août 1990.

IMPRIMERIE NATIONALE

0 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série A

T. 123 — Deuxième Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés. 1982, 326 p., fig.
T. 124 — Paulian (Renaud). — Révision des Cératocanthides (Coleoptera, Scarabaeoidea) d'Amérique du Sud. 1982, 110 p., fig., 18 pl.
T. 125 — Monniot (Claude) et Monniot (Françoise). — Les Ascidies antarctiques et subantarctiques : morphologie et biogéographie. 1983. 168 p., 27 fig., 5 tabl., 7 pl.
T. 126 — Clastrier (Jean). — Ceratopogonidae des îles Seychelles (Diptera, Hematocera). 1983. 83 p., 38 fig.
T. 127 — Holyak (D. I.) et Thibaud (J.-C.). — Contribution à l'étude des oiseaux de Polynésie orientale. 1984, 209 p., 22 fig.
T. 128 — Rougeot (Pierre-Claude). — Missions entomologiques en Éthiopie 1976-1982. Fasc. II. 1984, 93 p., 9 fig., 18 pl.
T. 129 — Ledoyer (Michel). — Les Gammariens (Crustacea, Amphipoda) des herbiers de phanérogames marines de Nouvelle-Calédonie (région de Nouméa). 1984, 113 p., 48 fig.
T. 130 — Descamps (Marius). — Revue préliminaire de la tribu des Copiocerini (Orth. Acrididae). 1984, 72 p., 136 fig.
T. 131 — Dubois (Alain). — La nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures. 1984, 64 p., 1 pl.
T. 132 — Vertébrés et forêts tropicales humides d'Afrique et d'Amérique. Entretiens du Muséum, décembre 1982. 1986, 304 p., 8 pl.
T. 133 — Résultats des campagnes MUSORSTOM 1 et II. Philippines, tome 2. 1986, 526 p., fig., pl.
T. 134 — Brygoo (Edouard-R.). — Les Gerrhosaurinae de Madagascar. Sauria (Cordylidae). 1985, 65 p., 18 fig.
T. 135 — Lemire (Michel). — Contribution à l'étude des fosses nasales des Sauriens. Anatomie fonctionnelle de la glande « à sels » des Lézards déserticoles. 1986, 148 p., 33 fig., 11 pl.
T. 136 — Monniot (C.) et Monniot (F.). — Les Ascidies de Polynésie française. 1987, 160 p., 55 pl. dessins, 5 pl. photos.
T. 137. — Forest (J.). — Les Pylochelidae ou « Pagures symétriques » (Crustacea Coenobitoidea). Résultats des campagnes MUSORSTOM : Philippines. Tome 3. 1987, 274 p., 82 fig., 9 pl. phot.
T. 138. — Érard (C.). — Écologie et comportement des gobes-mouches (Aves : Muscicapinae, Platysteirinae, Monarchinae) du Nord-Est du Gabon. Vol. 1 : Morphologie des espèces et organisation du peuplement. 1987, 256 p., 94 fig., 1 carte, 10 pl. phot.
T. 139. — Dubois (A). — Le genre en Zoologie : essai de systématique théorique. 1988, 132 p., 2 fig., 2 tabl.
T. 140. — Dubois (A.). — The genus in Zoology : a contribution to the theory of evolutionary systematics. Version française du tome 139, 1988, 124 p., 2 fig., 2 tabl.
T. 141. — Hugot (J.-P.). — Les Nématodes Syphaciinae, parasites de Rongeurs et de Lagomorphes. Taxonomie. Zoogéographie. Évolution. 1988, 153 p., 47 fig., 5 tabl.
T. 142. — Tillier (S.) (Coordonné par). — Zoologia Neocaledonica. Volume I. Publié avec le concours de l'ORSTOM. 1988, 158 p., nbrx tabl. et illustr.
T. 143. — Résultats des campagnes MUSORSTOM : Philippines. Volume 4 (J. Forest, éd.), 1989, 260 p., 114 fig., 23 ph.
T. 144. — Résultats des campagnes MUSORSTOM : Philippines. Volume 5 (J. Forest, éd.), 1989, 385 p., 136 fig., 32 ph.
T. 145. — Résultats des campagnes MUSORSTOM : Philippines. Volume 6 (A. Crosnier, éd.), 1990, 388 p., 190 fig., dont 4 pl. coul.

Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.